



Pro gradu -tutkielma  
Maantiede  
Luonnonmaantiede

# TUNDRAN PENSASTUMINEN – PUULAJIEN LEVINNEISYYSMUUTOSTEN MALLINTAMINEN

Heli Kainulainen

2019

Ohjaajat:  
Miska Luoto  
Henri Riihimäki

HELSINGIN YLIOPISTO  
MATEMAATTIS-LUONNONTIETEELLINEN TIEDEKUNTA  
GEOTIETEIDEN JA MAANTIETEEN LAITOS  
MAANTIEDE

PL 64 (Gustaf Hällströmin katu 2)  
00014 Helsingin yliopisto

Tiedekunta/Osasto Fakultet/Sektion – Faculty		Laitos/Institution–Department	
Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta		Geotieteiden ja maantieteen laitos	
Tekijä/Författare – Author			
Heli Kainulainen			
Työn nimi / Arbetets titel – Title			
Tundran pensastuminen – puulajien levinneisyysmuutosten mallintaminen			
Oppiaine /Läroämne – Subject			
Maantiede			
Työn laji/Arbetets art – Level	Aika/Datum – Month and year	Sivumäärä/ Sidoantal – Number of pages	
Pro Gradu	5/2019	101	
Tiivistelmä/Referat – Abstract			
<p>Tundran pensastumisella tarkoitetaan puuvartisten kasvilajien leviämistä aiemmin puuttomalle alueelle ympäristöolojen muuttuessa. Pensastuminen tapahtuu kasviyksilöiden määrän ja koon kasvun myötä sekä kasvien levitessä uusille alueille nykyisiä pohjoisemmaksi ja korkeammalle. Pensastuminen vaikuttaa muiden lajien levinneisyyteen sekä muuttaa ympäristöoloja arktisilla alueilla. Pohjois-Fennoskandiassa metsän ja tundran vaihtumisvyöhykkeellä yleisiä puulajeja ovat tunturikoivu, kataja, raita, pihlaja, haapa ja mänty. Näiden puulajien esiintymistä säätelevät paikalliset ympäristötekijät sekä ilmasto. Ilmasto-olojen muuttuessa lajien potentiaaliset esiintymisalueet tulevat muuttumaan. Näitä muutoksia voidaan ennustaa hyödyntäen lajilevinneisyysmallinnusta eri ilmastoskenaarioille.</p> <p>Puulajien nykyinen levinneisyys ja tunturikoivun korkeus tutkimusalueella Pohjois-Norjan Rastigaisalla kartoitettiin maastohavainnoilla. Niiden ja alueen ympäristömuuttuja aineistojen pohjalta tehtiin ekologiseen teoriaan pohjautuva malli. Kahdella eri mallinnusmenetelmällä (GAM, GBM) tuotettiin lajien esiintymistä selittävät mallit. Näiden mallien pohjalta luotiin levinneisyyden todennäköisyysennusteet nykyisyyteen sekä ilmastojaksolle 2040-2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla (RCP2.6, RCP4.5, RCP8.5). Nämä ennusteet binarisoitiin, jolloin potentiaalisen levinneisyysalueen pinta-alan ja esiintymiskorkeuden muutosta voitiin tarkastella. Lisäksi samoilla menetelmillä tehtiin tunturikoivun korkeutta alueella ennustava malli ja sen pohjalta tunturikoivun korkeuden muutosennuste eri ilmastoskenaarioille.</p> <p>Tutkimuslajeille merkittävimmät ympäristömuuttujat olivat kesän keskilämpötila, kesän keskiasteilyn määrä sekä maaperän kosteus. Rinteen kaltevuus ja maaperän luokka eivät olleet yhtä merkittäviä, mutta vaikuttivat silti levinneisyysennusteiden muodostumiseen. Mallit ennustivat puulajien nykyistä levinneisyyttä melko hyvin, joskin esiintymiskorkeuden ennusteissa oli eroa havaintoihin. Ilmastonmuutoskenaarioiden myötä tunturikoivun, raidan, pihlajan ja männyn potentiaaliset esiintymisalueiden pinta-alat ja esiintymiskorkeudet kasvoivat huomattavasti verrattuna nykyisyyden ennusteeseen. Myös tunturikoivun korkeus kasvoi ennusteissa. Haavalla potentiaalinen esiintymisala ja korkeus kasvoivat kaikissa ennusteissa, mutta mallien ja skenaarioiden välillä oli eroja kasvun suuruudessa. Katajalla esiintymiskorkeus siirtyi rinteissä ylemmässä siten, että sekä minimi- että maksimikorkeudet kasvoivat. Samaan aikaan mallit antoivat eriäviä tuloksia pinta-alan muutoksesta siten, että GAM-mallissa katajan potentiaalinen levinneisyys pienenee rajusti.</p> <p>Tutkimuksen tulokset ovat linjassa aiempien kasvilajien levinneisyysmuutoksia käsittelevien tutkimusten kanssa. On todennäköistä, että tutkimusalueella tulee tapahtumaan pensastumista ilmaston lämmetessä tulevaisuudessa. Tarkempien ennusteiden saamiseksi mallinnuksessa olisi hyvä ottaa huomioon myös bioottiset interaktiot ja kartoittaa aluetta tarkemmin.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords			
pensastuminen, lajilevinneisyysmallinnus, ilmastonmuutos, puulajit, vihertyminen			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited			
HELDA			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

Tiedekunta/Osasto Fakultet/Sektion – Faculty		Laitos/Institution–Department
Faculty of Science		Department of Geosciences and Geography
Tekijä/Författare – Author		
Heli Kainulainen		
Työn nimi / Arbetets titel – Title		
Shrubification of the Arctic – Modelling distribution changes of tree species		
Oppiaine /Läroämne – Subject		
Geography		
Työn laji/Arbetets art – Level	Aika/Datum – Month and year	Sivumäärä/ Sidoantal – Number of pages
Master's thesis	5/2019	101
Tiivistelmä/Referat – Abstract		
<p>Arctic shrubification means that woody plants will disperse to new, beforehand treeless areas due to changes in environments. Shrubification happens with the increase of number of individuals or size of individual plants as well as when plants disperse to new areas above or north of their current limits. Shrubification alters arctic environments and affects other species in the area. In northern Fennoscandian ecotone of forest and tundra the most common tree species are mountain birch, juniper, goat willow, rowan, aspen and pine. Local environmental variables and climate determine the distribution of these tree species. With changing climate the potential distribution of these species will also change. These changes can be predicted with species distribution modelling and using different climate scenarios.</p> <p>The current distribution of tree species as well as the heights of mountain birch were examined in the study area of Rastigaia, Northern Norway. With distribution data and data from environmental variables a model based on ecological theory was constructed. Models explaining the current distribution of tree species were constructed using two different modelling techniques (GAM, GBM). These models were used to create predictions of probability of potential distribution for climate in 2040-2069 using three different climate change scenarios (RCP2.6, RCP4.5, RCP8.5). These predictions were binarized to enable studying of the area of potential distribution and the altitude of potential distribution. Same methods were used to create a model that predicts the height of mountain birch that were used to create models of mountain birch height change in different climate change scenarios.</p> <p>The most important environmental variables for the studied species were mean summer temperature and insolation as well as soil moisture. Slope and surface deposit type weren't as important, but still affected the predicted distributions of species. The models predicted the current distribution of tree species rather well, even if there were some differences between observed altitude and predicted altitude. In all climate change scenarios the areas and altitudes of potential distributions of mountain birch, goat willow, rowan and pine grew remarkably compared to the present predicted distribution. The height of mountain birch also grew on all scenarios. The area and altitude of potential distribution of aspen grew in all scenarios, but there were differences of how much between models and scenarios. The altitude of potential distribution of juniper changes upwards so that the minimum and maximum altitude both moved. At the same time different models gave different results on the change of area of potential distribution so that in the GAM-model the potential distribution area of juniper gets drastically smaller.</p> <p>The results of this study are similar to the results in earlier studies about species distribution changes. It is likely that there will be shrubification in the study area when climate will warm up in the future. To get more accurate results in the future it would be important to take biotic interactions into account as well as survey the area more closely.</p>		
Avainsanat – Nyckelord – Keywords		
shrubification, species distribution modelling, climate change, tree species, arctic greening		
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited		
HELDA		
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information		

## Sisällysluettelo

1. Johdanto .....	6
2. Ekologinen teoriatausta.....	7
2.1 Kasvien esiintymiseen vaikuttavat tekijät.....	7
2.2 Ilmastomuutos .....	8
2.3 Vihertyminen .....	9
2.3.1 Vihertymisen vaikutukset Pohjois-Fennoskandian arktis-alpiiniseen ympäristöön .....	11
2.4 Tutkimuslajien ekologia.....	13
2.4.1 Tunturikoivu.....	13
2.4.2 Kataja .....	18
2.4.3 Raita .....	19
2.4.4 Pihlaja.....	19
2.4.5 Haapa .....	20
2.4.6 Mänty .....	21
2.5 Herbivorian vaikutus tutkimuslajeihin.....	22
2.6 Ihmistoiminnan vaikutus tutkimuslajeihin.....	24
2.7 Fennoskandian metsän ja tundran vaihtumisyöhykkeen muodostuminen .....	25
3. Menetelmällinen teoriatausta .....	27
3.1 Lajilevinneisyysmallinnus .....	27
3.2 Mallien epävarmuuden hallinta.....	29
3.3 Ympäristömuuttujat mallinnuksessa .....	30
3.4 Yleistetty additiivinen malli.....	31
3.5 Luokittelupuut.....	31
4. Aineisto ja menetelmät.....	33
4.1 Tutkimusalueen kuvaus.....	33
4.2 Kenttämenetelmät .....	34



4.3 Mallinnus .....	35
4.3.1 Aineistot .....	37
4.3.2 Ympäristömuuttajat .....	38
4.3.3 Mallinnusmenetelmät .....	41
4.3.4 Ilmastonmuutosskenaariot .....	42
4.3.5 Evaluointimenetelmät .....	43
5. Tulokset.....	44
5.1 Tunturikoivun levinneisyys- ja korkeusennusteet.....	47
5.2 Katajan levinneisyysennusteet .....	53
5.3 Raidan levinneisyysennusteet .....	56
5.4 Pihlajan levinneisyysennusteet .....	59
5.5 Haavan levinneisyysennusteet .....	62
5.6 Männyn levinneisyysennusteet .....	65
5.7 Muutokset puulajien potentiaalisissa esiintymisalueissa .....	68
5.8 Tulosten tilastollinen luotettavuus .....	71
6. Tulosten tarkastelu .....	73
6.1 Ilmasto- ja ympäristömuuttujien vaikutus tutkimuslajeihin.....	73
6.2 Levinneisyysmuutokset.....	77
6.3 Mallinnusmenetelmien väliset erot .....	81
6.4 Tulosten luotettavuuden tarkastelu .....	82
7. Johtopäätökset.....	85
8. Kiitokset .....	86
Kirjallisuus .....	87
Liitteet .....	94

## 1. Johdanto

Ilmastonmuutoksen myötä maapallon keskilämpötilat tulevat nousemaan ja etenkin pohjoiset alueet ovat erityisen alttiita muutokselle (Kirtman et al. 2013). Tundraekosysteemit ovat erinomaisia paikkoja tutkia ilmastokontroloitua levinneisyysalueen muutosta, sillä tundralla ilmasto vaikuttaa voimakkaasti lajien esiintymiseen, minkä lisäksi tundra on ilmastonmuutoksen vuoksi nopeimmin muuttuva alue (Post et al. 2009). Vihertymistä ja pensastumista on tutkittu 2000-luvun alkupuolelta alkaen (Epstein et al. 2000, Sturm et al. 2001). Sitten tutkimus on laajentunut kattamaan erilaisia olosuhteita ja alueita (esim. Myers-Smith et al. 2011, 2015). Tundran ympäristöolosuhteiden muuttuessa suotuisammiksi on odotettavissa kasvien välisten suhteiden muuttuvan siten, että korkeammat kasvit syrjäyttävät matalampikasvuisia lajeja (Virtanen et al. 2010).

Tundran on havaittu vihertyvän huomattavasti viimeisten vuosikymmenien aikana (Sturm et al. 2001). Vihertymisellä tarkoitetaan alueiden NDVI-arvojen kasvamista, kun tundran kasvillisuus muuttuu aiempaa suurikokoisemmaksi ja runsaammaksi ilmaston- ja ympäristömuutoksen seurauksena (Jia & Epstein 2003, Myers-Smith et al. 2011). Vihertymiseen eniten vaikuttavissa lajeissa on havaittavissa painotusta lajeihin, joilla on pan-Arktinen levinneisyysalue (esim. vaivaiskoivu ja pajut), mutta on myös paikallisia eroja siinä, miten ja minkä lajien levinneisyys muuttuu eniten (Martin et al. 2017). Ilmastonmuutos muuttaa tundrakasvien levinneisyyttä ja lajikoostumusta ja puuvartisten kasvilajien levinneisyysalueen kasvaminen muokkaa lajienvälisiä suhteita ja siten vielä voimistaa yleistä muutosta (Mod & Luoto 2016).

Pensastumista on tutkittu kasvillisuuden peittävyiden ja runsauden lisääntymisen kautta. Sen sijaan on tutkittu melko vähän, miten kasvit leviävät nykyisen levinneisyytensä ulkopuolelle pohjoisemmaksi tai ylemmäksi rinteitä (Martin et al. 2017, Myers-Smith & Hik 2017). Myers-Smithin ja Hikin (2016) tarkastelemissa 60:ssä tutkimuksessa vain kuudessa tutkittiin pensaiden levinneisyyden etenemistä nykyistä korkeammalle rinteitä ja yhdessä ei tutkittu lajien leviämistä yli nykyisten pohjoisrajojen. Pensasmaisten puurajojen, kuten tunturikoivun Fennoskandiassa muodostaman puurajan, on dokumentoitu siirtyvän kohti alpiinisia ympäristöjä Norjassa ja Ruotsissa (Tømmervik et al. 2002, Virtanen et al. 2010, Myers-Smith & Hik 2017). Pensastuminen lisänneekin kasvien välistä kilpailua resursseista, jonka lisäksi se voi muuttaa ympäristöoloja yksittäisten pensaiden välittömässä läheisyydessä (Mod & Luoto 2016). Tämän työn tutkittavat puulajit ovat tunturikoivu (*Betula pubescens ssp. czerepanovii*), kataja (*Juniperus communis*), haapa (*Populus tremula*), pihlaja (*Sorbus aucuparia*), raita (*Salix caprea*) ja mänty (*Pinus sylvestris*).

Tämän pro gradu työn tavoitteena on selvittää yhden kattavasti tutkitun alueen avulla vastaukset seuraaviin tutkimuskysymyksiin:

1. Miten ilmasto- ja paikalliset ympäristömuuttujat selittävät tutkittavien lajien nykyistä levinneisyyttä?
2. Miten ilmasto- ja paikalliset ympäristömuuttujat selittävät tunturikoivun korkeutta tutkimusalueella?
3. Miten lajien potentiaalinen levinneisyys ja tunturikoivun korkeus muuttuvat ilmastonmuutoksen seurauksena?

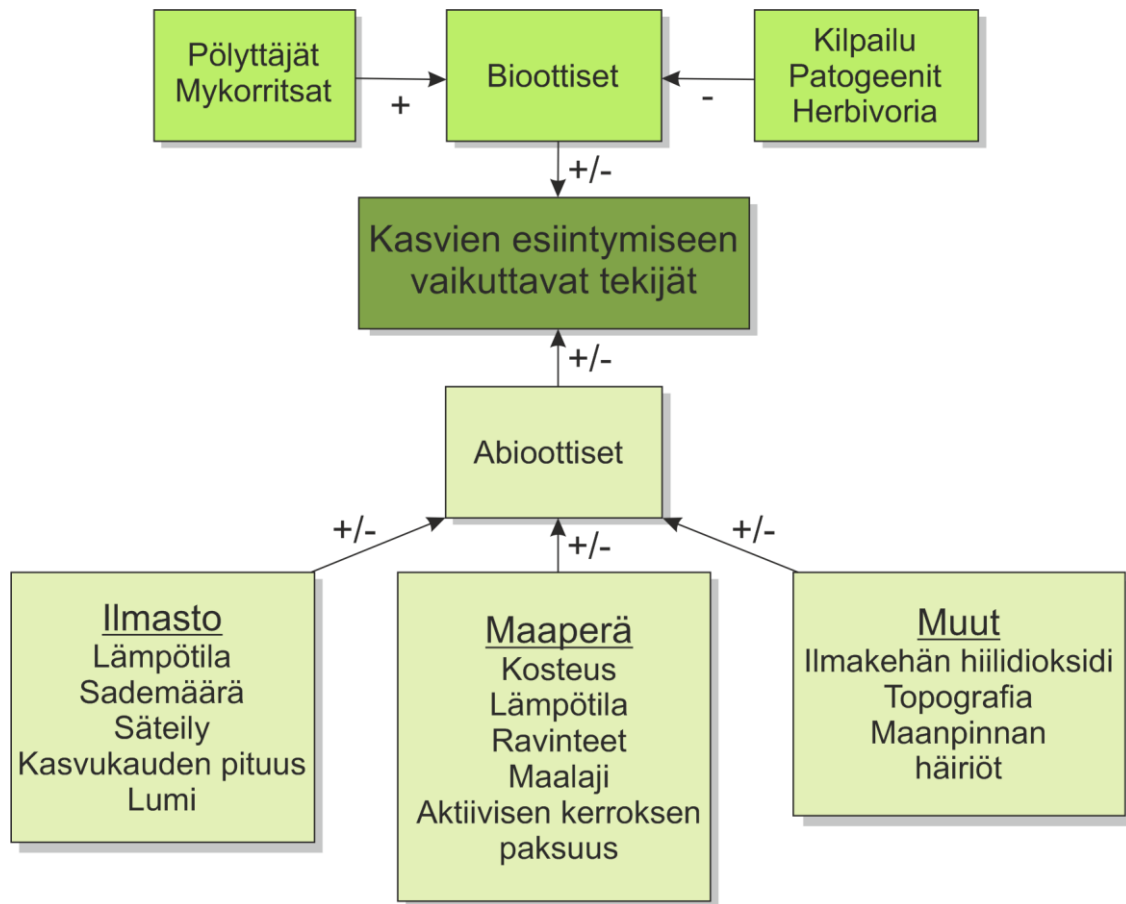
## 2. Ekologinen teoriatausta

### 2.1 Kasvien esiintymiseen vaikuttavat tekijät

Kasvit eivät kykene liikkumaan, joten niiden kasvuympäristön abioottiset ja bioottiset tekijät ovat edellytys kasvin esiintymiselle. Kasvien esiintymiseen vaikuttavat abioottiset tekijät liittyvät ilmastoon, maaperään tai muihin paikallisiin olosuhteisiin, kuten topografiaan (Myers-Smith et al. 2011, kuva 1). Eri alueilla eri paikalliset muuttujat ovat merkittäviä ja vaihtelua on myös kasvilajien välillä. Erityisesti vuoristoissa paikallinen topografia on tärkeä ympäristömuuttuja (Moeslund et al. 2013). Tundralla ja muissa vähäisen tuottavuuden ekosysteemeissä paikallisesti erityisen merkittäviä ovat maaperän kosteus ja kokonaissäteily (Moeslund et al. 2013, le Roux et al. 2013). Talvipakkasten alueella lumikerros on merkittävä vaikuttaja, sillä se suojaa alleen jääviä kasveja pakkasvaurioilta sekä jääkiteiden mekaaniselta kulutukselta (Wehberg et al. 2005). Talvella sataneen lumen määrällä on merkitystä myös kesällä, sillä sulavat kinokset päästävät vettä ympäristöönsä pitkälle kesään, mikä vaikuttaa saatavilla olevan veden määrään ja siten kasvien kasvuun (Meier et al. 2005, Ropars et al. 2015).

Bioottiset tekijät johtuvat muiden eliöiden vaikutuksista kasveihin, esimerkiksi herbivoriasta eli kasvinsyöjäeliöiden laidunnuksesta (Myers-Smith et al. 2011, kuva 1). Arktisessa ympäristössä kasvien väliset suhteet ovat kahtiajakoiset: maan alla tapahtuu juurten kilpailua vedestä ja ravinteista, mutta maan pinnalla kasvit suojaavat toisiaan haitallisilta ympäristöoloilta kuten suoralta auringonpaisteelta ja tuulelta. Erityisesti siementaimet hyötyvät muiden kasvien antamasta suojasta, mutta toisaalta saman suojan voi saada myös maastosta kuten kivien viereltä tai painanteista (Carlsson & Callaghan 1991). Tundralla erityisesti variksenmarja (*Empetrum nigrum*) kilpailee muiden lajien kanssa etenkin itämisvaiheessa ja voi siten vähentää muiden lajien leviämismahdollisuuksia sekä kokonaislajirunsausta (Bråthen et al. 2018). Toisaalta alpiinisella tundralla kasvilajien välinen kilpailu

saattaa olla vähemmän merkittävä tekijä kuin muut suoraan elintoimintoihin vaikuttavat ympäristötekijät (Rose & Malanson 2012).



Kuva 1. Kasvien esiintymiseen vaikuttavia abioottisia ja bioottisia tekijöitä. Positiivista vaikutusta kuvaa +, negatiivista - ja +/- tarkoittaa, että vaikutus voi olla positiivinen tai negatiivinen riippuen kasvilajista ja ympäristöstä (Carlsson & Callaghan 1991, Meier et al. 2005, Myers-Smith et al. 2011, Moeslund et al. 2013, le Roux et al. 2013, Bråthen et al. 2018).

Häiriöt maaperässä, kuten eläinten ja ihmisten jäljet, ikiroudan sulaminen ja maastopalot voivat yhdessä paikassa muuttaa ympäristöä joillekin lajeille sopimattommaksi, mutta toisaalla paljastunut mineraalimaa toimii leviämisaikana uusille taimille (Myers-Smith et al. 2011). Herbivoria on usein lajeille haitallista biomassan menetyksen takia, mutta esimerkiksi variksenmarja hyötyy hieman porojen laiduntamista seuraavasta siementen laajemmasta leviämisestä (Bråthen et al. 2018).

## 2.2 Ilmastonmuutos

Maapallon keskilämpötilat ovat kohonneet 1800-luvun lopulta alkaen ja viimeisimmät kolme vuosikymmentä ovat olleet kaikki sekä mittaus historian että toisiaan lämpimämpiä (Hartmann et al. 2013). Lämpötilat ovat nousseet keskimäärin 0,78 °C verrattuna 1900-luvun loppuun, ja vaikka vuosien ja vuosikymmenten välillä on ollut vaihtelua, on keskimääräinen trendi lämpeneminen.

Ilmaston lämpenemisestä on seurannut keskimääräistä kylmempien jaksojen vähenemistä keskimääräistä lämpimämpien jaksojen lisääntyessä samalla kun maailmanlaajuiset keskimääräiset sademäärät ovat nousseet, mutta paikalliset kuivuusjaksot ovat yleistyneet (Hartmann et al. 2013). Pohjoisella pallonpuoliskolla lumisen alueen pinta-ala ja lumen määrä on vähentynyt erityisesti keväällä, jossa suurin yksittäinen alueellinen muutos on jopa -53 %. Samaan aikaan myös ikiroudan määrä ja syvyys ovat pienentyneet ja keskimääräiset lämpötilat maaperässä nousseet (Vaughan et al. 2013).

Ilmaston potentiaalista lämpenemistä mallinnetaan käyttämällä viitearvoja kasvihuonekaasujen pitoisuuksien mahdollisista kehityskuluista (Representative Concentration Pathway, tästä eteenpäin RCP), jotka perustuvat kasvihuonekaasujen pitoisuuteen ilmakehässä (Kirtman et al. 2013). Lähitulevaisuudessa ilmasto todennäköisesti jatkaa lämpenemistään, erityisesti mikäli kasvihuonekaasujen pitoisuus jatkaa nousuaan. Ilmaston todennäköinen lämpeneminen vuoteen 2035 mennessä on 0,3 – 0,7 °C, poislukien erittäin poikkeuksellisista tapahtumista seuraavien potentiaalisten ilmastoa viilentävien ilmiöiden vaikutusten mahdollisuus (Kirtman et al. 2013). Erityisesti Arktisen alueen talvien oletetaan lämpenevän keskimääräistä enemmän ja pohjoisen merijään, ikiroudan ja lumisen ajan sekä lumen määrän oletetaan vähenevän. Myös vesikehässä tapahtunee muutoksia: haihdunnan ja ilmankosteuden oletetaan lisääntyvän, kun taas vaikutukset paikallisiin sademääriin ovat vaihtelevat (Kirtman et al. 2013).

Pidemmällä aikavälillä ilmastonmuutoksen vaikutukset vaihtelevat käytetyn RCP:n mukaan ja esimerkiksi ilmastojaksolle 2081–2100, suhteutettuna ilmastojaksoon 1986–2005, keskimääräinen lämpeneminen voi olla 0,3 – 1,7 °C (RCP2.6), 1,1 – 2,5 °C (RCP4.5) tai jopa 2,6 – 4,8 °C (Collins et al. 2013). Lämpötilan muutokset eivät tule olemaan koko maapallolla samat, vaan erityisesti pohjoisimmilla ja eteläisimmillä kylmillä alueilla muutos on muuta maailmaa merkittävämpi. Globaalisti sademäärät mitä todennäköisimmin lisääntyvät ilmaston lämmitessä, mistä seuraa lumisen ajan ja lumen määrän väheneminen, sillä vesi sataa todennäköisemmin sulana (Collins et al. 2013).

### 2.3 Vihertyminen

Erityisesti pohjoisten alueiden tundraekosysteemeissä on havaittu kasvillisuuden lisääntymistä ja sen myötä vihertymistä eli fotosynteesin lisääntymistä, minkä on havaittu korreloivan kohonneiden lämpötilojen kanssa (Sturm et al. 2001, Jia & Epstein 2003, Myers-Smith et al. 2011, Naito & Cairns 2011). Tundran vihertymisellä tarkoitetaan sitä, että alueen normalisoitu kasvillisuusindeksi (normalized difference vegetation index, tästä eteenpäin NDVI) saa suurempia arvoja, kun tundran

kasvillisuus muuttuu aiempaa suurikokoisemmaksi ja runsaammaksi seurauksena muutoksista ympäristössä ja ilmastossa (Jia & Epstein 2003, Myers-Smith et al. 2011). Tundran vihertyminen on erityisesti seurausta puuvartisten kasvilajien määrän ja biomassan lisääntymisestä, jota kutsutaan ryömimiseksi (encroachment) siksi, että puuvartinen kasvillisuus levittyy hiljalleen uusille alueille (Naito & Cairns 2011). Tundran vihertymiseen ja puuvartisten lajien ryömimiseen on kolme pääasiallista tapaa, jotka ovat jo olemassa olevien pensaikkojen koon ja pinta-alan kasvu, kasviyksilöiden koon kasvu sekä puu- ja pensasrajojen siirtyminen aiempaa korkeammalle tai pohjoisemmaksi (Myers-Smith et al. 2011).

Erityisesti talvikausien lämpenemistä on ollut havaittavissa 1900-luvun alkupuolelta alkaen, mikä on johtanut metsän- ja puurajan siirtymiseen pohjoisemmaksi ja ylemmäksi (Müller-Wille 2001). Lajien levinneisyysalueet ovat siirtyneet keskimäärin 29,4 metriä ylemmäksi jokaista kymmentä vuotta kohden siten, että sekä lajin alin että ylin levinneisyys ovat siirtyneet muuttaen lajin koko korkeudellista esiintymistä (Lenoir et al. 2008). Toisaalta erityisen märillä tundra-alueilla ja jo valmiiksi pensaikkoisilla alueilla tuskin tapahtuu radikaalia vihertymistä tulevaisuudessa (Sturm et al. 2005).

Mikäli kasveille otolliset kasvuolosuhteet lisääntyvät ilmastomuutoksen myötä lisääntyy pensaiden määrä Arktisella alueella (Myers-Smith et al. 2011). Kohonneet lämpötilat hyödyttävät kasveja joko suoraan lisäten fysiologisten, eli kasvien elintoimintoihin liittyvien, prosessien tehokkuutta tai epäsuorasti lisäämällä maaperän mikrobien aktiivisuutta, mikä vapauttaa lisää ravinteita kasvien käyttöön (Myers-Smith et al. 2011, Hollesen et al. 2015). Lisääntyneet sademäärät pystyvät lisäämään kasvua vain rajallisesti, mikäli käytettävissä olevien ravinteiden määrä pysyy vakiona (Wielgolaski & Nilsen 2001). Esimerkiksi hiilidioksidipitoisuuden kohoamisesta seuraa kasvun lisääntymistä, joka johtuu kohonneesta fotosynteesikapasiteetin ja vedenkäyttötehokkuuden yhteisvaikutuksesta (Skre 2001). Tehokkaammat fysiologiset prosessit ja parantunut ravinteiden saatavuus kiihdyttävät kasvien kasvua, mikäli muut tekijät eivät sitä rajoita (Myers-Smith et al. 2011). Puulajien reaktiot fyysisessä ympäristössä tapahtuviin muutoksiin eroavat alueellisesti siten, että ylemmillä ja pohjoisemmilla metsän ja tundran vaihettumisvyöhykkeillä puut reagoivat herkimmin lämpötilan muutoksiin ja alemmilla ja eteläisimmillä alueilla puolestaan kosteuden muutoksiin (Myers-Smith et al. 2015). Saman suuruinen lämpeneminen paikallisilmastossa voi vaikuttaa päinvastaisilla tavoilla eri alueilla: kosteilla alueilla lämpeneminen lisää kasvuja, koska vettä on saatavilla riittävästi, kun taas kuivilla alueilla kasvu voi heikentyä kuivuusstressin takia (Myers-Smith et al. 2015, Ackerman et al. 2016).

Kasvua rajoittavia tekijöitä voivat olla esimerkiksi lämpötila ja maaperän kosteus, erityisesti levinneisyysalueiden reunoilla, (Myers-Smith et al. 2015, Ackerman et al. 2016), ihmistoiminta (Müller-Wille 2001) ja herbivoria (Fraser et al. 2014). Lämpimämmät kesät voivat lisätä kasvien kokemaa kuivuusstressiä, joka haittaa kasvua (Myers-Smith et al. 2011, 2015). Toisaalta myös sademäärien on yleisesti ennustettu kasvavan, jolloin mahdollisesti maaston painanteisiin kerääntyvä seisova vesi haittaisi kasveja paikallisesti. Levinneisyysalueen sisällä muut tekijät, kuten kasvien välinen kilpailu, herbivoria ja taudit voivat vaikuttaa levinneisyyteen voimakkaammin (Myers-Smith et al. 2015). Pohjoiset kasvipopulaatiot käyttävätkin yleensä resurssejaan varastointiin ja puolustukseen ilmasto- ja herbivoristressiä vastaan. Ne ovat pohjoisissa elinympäristöissä tärkeämpiä valintatekijöitä kuin kasvien ja mikro-organismien välinen kilpailu ja voivat siten toimia vastavoimana ilmaston lämpenemisen aiheuttamalle kasvulle (Skre 2001, Fraser et al. 2014).

Ilmaston lämpeneminen suosii nopeakasvuisia kasvilajeja, jotka pystyvät hyödyntämään saatavilla olevia ravinnevarastoja tehokkaasti, jolloin hidaskasvuiset lajit jäävät kilpailussa jälkeen (Skre 2001). Erityisesti vuoristojen kasvilajien sekä nopeasti uusiutuvien kasvien levinneisyys on muuttunut muita enemmän (Lenoir et al. 2008). Ilmastonmuutokselle herkimpiä ovat yksittäisten lajien ääriesiintymisalueet erityisesti tundralla (Myers-Smith et al. 2015). Kasvilajiryhmistä alttiimpia ovat levinneisyysalansa äärirajoilla kasvavat pensaat sekä yli 50 senttimetriä korkeat lajit (Myers-Smith et al. 2015), koska pensaat reagoivat nopeasti ympäristön häiriöihin vallaten uutta elinalaa (Sturm et al. 2005).

### 2.3.1 Vihertymisen vaikutukset Pohjois-Fennoskandian arktis-alpiiniseen ympäristöön

Pensaat muuttavat ympäristöoloja ympärillään, joten lisääntynyt pensaiden määrä vaikuttaisi aiempaa voimakkaammin ja laajemmalla alueella. Pensaat muuttavat erityisesti talviolosuhteita välittömässä läheisyydessään, sillä niiden ympärille kerääntyy ympäristöä paksumpi ja ilmavampi lumikerros, joka eristää pensaat ja varsinkin niiden juuret kylmästä ilmasta (Sveinbjörnsson 2001, Sturm et al. 2005, Myers-Smith et al. 2011, Fraser et al. 2014). Paksumpi lumikerros nostaa maaperän talvilämpötiloja, mikä lisää mikrobiaktiivisuutta, joka puolestaan parantaa ravinteiden, kuten typen, saatavuutta kasvukaudella (Sturm et al. 2005, Fraser et al. 2014).

Pensaiden määrä vaikuttaa myös albedoon eli pinnan kykyyn heijastaa säteilyä. Talvella pensaikkoisuus vähentää albedoa, mikäli pensaiden tummat oksat ovat lumen pinnan yläpuolella, jolloin ne voivat absorboida enemmän auringonsäteitä lämmittäen aluetta (Sturm et al. 2005). On myös havaittu, että kesällä metsän ulkopuolella maaperän lämpötila on korkeampi kuin metsässä, koska saapuvasta säteilystä 59 % absorboituu koivun latvuserrokseen, kun taas matalampi aluskasvillisuus absorboi vain 41 % säteilystä, jolloin suurempi osa pääsee maahan asti

(Sveinbjörnsson 2001). Puiden ja pensaiden lisääntyminen vähentää jäkälien määrää viilentämisen, varjostamisen ja jäkälät peittävän karikkeen kertymisen takia (Fraser et al. 2014). Erityisesti nykyisten tundra-alueiden hiilitasapaino muuttuisi, sillä puuvartiset kasvilajit sitovat hiiltä eri määrän ja eri ajaksi kuin puuton tundrakasvillisuus (Sturm et al. 2005).

Koko pohjoisen Fennoskandian alueella on havaittavissa maksimi NDVI arvojen kohoamista (Tømmervik et al. 2005). Tundran biomassan kasvu johtuu suurimmaksi osaksi pystyjen kausivihantien pensaiden kasvusta, joka on funktionaalinen ryhmä, johon kuuluvat esimerkiksi pajut (*Salicaceae*) ja koivut (*Betulaceae*) (Forbes et al. 2010). Samalla kasvillisuustyyppi muuttuu karusta jäkäliköstä runsaampaan kanervikkoon ja pensaikkoon ja erityisesti tunturikoivikoiden koko kasvaa (Oksanen et al. 1995, Thannheiser et al. 2005, Tømmervik et al. 2005). Vanhojen valokuvien ja tutkimusten perusteella on havaittu, että aiemmin avoimempi maasto on korvautunut suuremmilla ja tuuheammilla puilla ja pensailla ja nuorten puuyksilöiden määrä on lisääntynyt (Oksanen et al. 1995, Thannheiser et al. 2005). Esimerkiksi Kautokeinin alueella vuonna 2005 tunturikoivujen ikä vaihteli 20-180 vuoden välillä, joskin tunturikoivun ikää on äärimmäisen vaikea arvioida luotettavasti ulkoisten merkkien perusteella muun muassa juurivesoista tapahtuvan lisääntymisen takia (Wehberg et al. 2005). Tunturikoivumetsien lisääntyneeseen kasvuun Lapissa todennäköisesti vaikuttivat useat eri tekijät kuten porojen laidunnustapojen muutos, kesäsateiden lisääntyminen edeltävän 40 vuoden aikana ja siitä seurannut typen määrän kasvu, lauhempien talvien aiheuttamat jäkäläkuolemat sekä yleisesti muuttunut ilmasto (Thannheiser et al. 2005).

Tunturikoivut saattavat sopeutua ilmastonmuutoksen vaikutuksiin hyvin erityisesti lajinsisäisen vaihtelun ja fenotyyppien plastisuuden, eli kasvumuotojen sopeutumiskyvyn, vuoksi (Karlsson & Wielgolaski 2005). Koivut sietävät kohonneita talvilämpötiloja havupuita, kuten katajaa ja mäntyä, paremmin, koska koivuissa ei talvella tapahdu yhteyttämistä lehdettömyyden vuoksi, jolloin niiden hiilihydraattivarannot eivät kulu turhaan (Skre 2001). Vaivaiskoivu (*Betula nana*) on paikallisesti vallitseva laji, koska sillä on muihin kasvilajeihin verrattuna fysiologisia etuja pohjoisissa oloissa, kuten korkea fotosynteesitehokkuus, hyvä hiilensitomiskyky ja enemmän typpeä ja fosforia lehdistä (Hollesen et al. 2015). Yleisesti ottaen kaikki koivut tarvitsevat viileämmän ajanjakson, n. 10-12 °C, silmujen puhkeamiseen ja normaalisti tämä tapahtuu kaikkialla Fennoskandiassa, eikä siksi ole todennäköistä, että viileän jakson puute rajoittaisi koivun kasvua, vaikka talvilämpötilat nousisivat 7-8 °C (Ovaska et al. 2005). Tunturikoivu todennäköisesti tulee leviämään uusille alueille, joko siten että levinneisyysalue kasvaa tai siten, että tunturikoivikot siirtyvät nykyistä korkeammalle ja pohjoisemmaksi säilyttäen nykyisen lämpötilan määrittämän ekolokeronsa (Skre 2001, Karlsson & Wielgolaski 2005). Pohjois-Amerikassa on havaittu grönlanninpensaskoivun (*Betula glandulosa*)



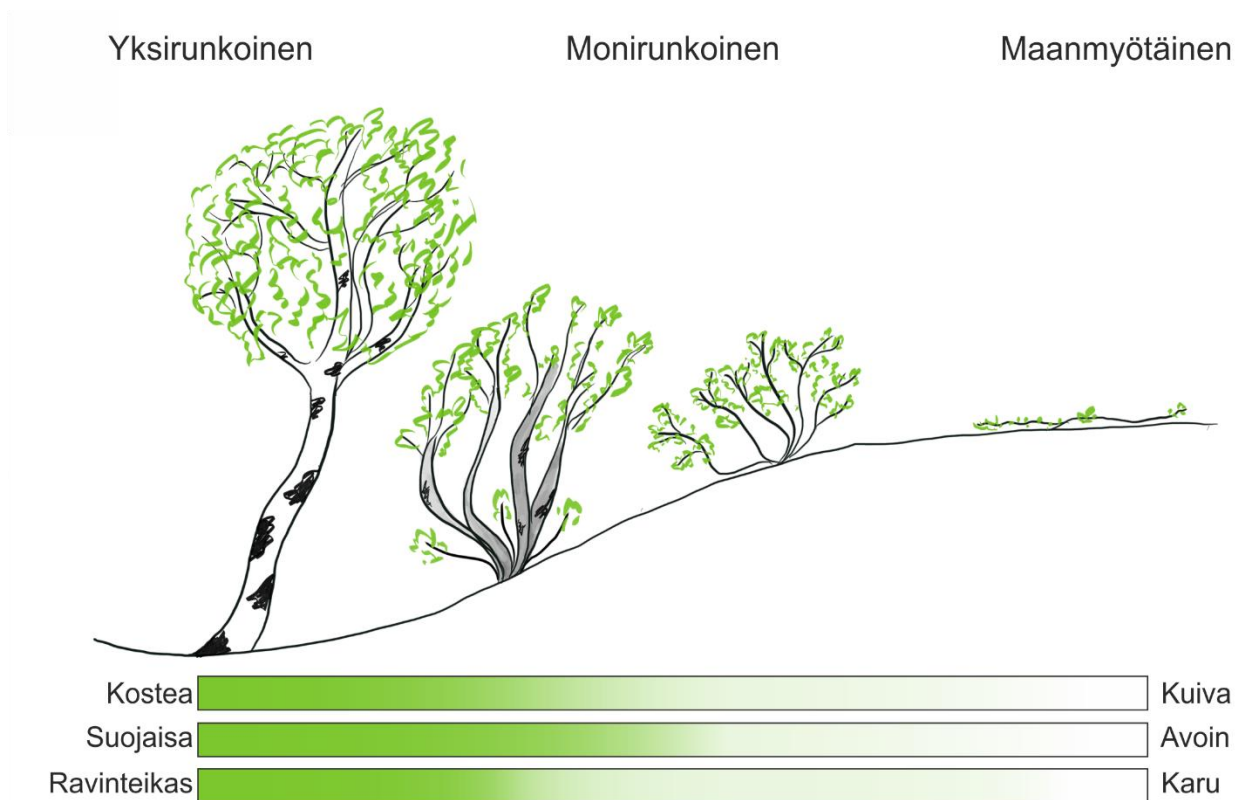
kasvaneen lämmenneessä ilmastossa paremmin seurauksena fysiologisten prosessien tehokkuuden paranemisesta sekä mikrobiaktiivisuuden ja hajoamisnopeuden lisääntymisestä (Ropars et al. 2015). Vaivaiskoivu on hyötynyt talven ja kevään maaperän lämpötilojen kohoamisesta, lumen aikaisemmasta sulamisesta ja siitä seuranneesta kasvukauden pidentymisestä. Samalla on havaittu, että aikaiseen lumensulamiseen liittyvät negatiiviset asiat kuten jäätymisvauriot ovat pienemmät kuin positiiviset kasvukauden pidentyminen ja tehoisen lämpösumman kasvaminen (Hollesen et al. 2015).

## 2.4 Tutkimuslajien ekologia

### 2.4.1 Tunturikoivu

Tunturikoivu on hieskoivun alalaji, joka on syntynyt risteymänä vaivaiskoivun kanssa (Väre 2001, Wielgolaski 2005, Väre & Partanen 2012). Tunturikoivulle on tyypillistä hyvä sopeutuminen pohjoiseen elinympäristöön ja sillä on laajaa vaihtelua kasvussa, morfologiassa ja fysiologiassa, joiden katsotaan olevan seurausta useassa eri vaiheessa tapahtuneesta risteytymisestä, eli hybridisaatiosta, hieskoivun ja vaivaiskoivun välillä (Vaarama & Valanne 1973, Väre 2001). Tunturikoivulla on tyypillisesti mutkainen ja tumma n. 1–2 m, harvoin yli 10 m runko ja vaivaiskoivumaiset pyöristyneet lehdet, jotka ovat kooltaan kuin hieskoivun lehdet ja alapinnaltaan näiden kahden välistä, joskin yksilöiden välinen vaihtelu on suurta (Vaarama & Valanne 1973, Kallio & Mäkinen 1978, Wielgolaski & Nilsen 2001).

Tunturikoivun yleisimmät kasvumuodot ovat yksirunkoinen (monocormic) ja monirunkoinen (oligocormic/polycormic) kasvumuoto, joiden lisäksi on maanmyötäinen (creeping/procumbent) kasvumuoto (Ovaska et al. 2005, kuva 2). Tunturikoivulla on useita kasvumuotoja erityisesti lajinsisäisen vaihtelun, fenotyyppien plastisuuden ja paikallisen sekä suuralueiden välisen vaihtelun takia (Karlsson & Wielgolaski 2005).



Kuva 2. Tunturikoivun erilaiset kasvumuodot suhteessa ympäristöoloihin. Maastossa on usein havaittavissa liukuma yksirunkoisesta monirunkoiseen kasvumuotoon ympäristöolojen muuttuessa vaativimmiksi. Erityisesti monirunkoisten tunturikoivujen ryhmässä on huomattavaa vaihtelua ulkonäössä kasvupaikan ja hybridisaation takia.

Tunturikoivun yksirunkoinen kasvumuoto on yleensä monirunkoista suurempi ja kasvaa sitä ravinteikkaammilla, kosteammilla ja suojaisammilla paikoilla, kuten jokilaaksoissa ja purojen varsilla (Kallio & Mäkinen 1978, Oksanen et al. 1995, Tømmervik et al. 2005, kuva 3). Monirunkoinen kasvumuoto taas kasvaa kuivemmilla ja avoimemmilla paikoilla, kuten jäkäläkankailla, mäkien ylärinteillä ja puurajan tuntumassa, kooltaan pienempänä kuin yksirunkoinen (Kallio & Mäkinen 1978, Oksanen et al. 1995, Sveinbjörnsson 2001, Tømmervik et al. 2005, kuva 4). Se on sopeutumiskykynsä vuoksi yleisempi, joten ne saattavat muodostaa valtaosan paikallisesta populaatiosta (Bylund & Nordell 2001). Maanmyötäinen kasvumuoto (*B. pubescens* ssp. *czrepanovii* var. *appressa*, kiilopääntkoivu) on harvinaisempi erikoistapaus, joka on sopeutunut kasvamaan erityisen korkeilla, karuilla ja tuulisilla paikoilla, kuten Kiilopää-tunturilla (Kallio & Mäkinen 1978, Väre & Partanen 2012, kuva 5). Maanmyötäinen kasvu mahdollistaa maaston pientenkin painanteiden ja kivien suojaavan vaikutuksen hyödyntämisen talvisin erityisen kylmissä ja tuulisissa paikoissa, joissa suojaavaa lumipeitettä ei juuri ole (Kallio & Mäkinen 1978, Ovaska et al. 2005).



Kuva 3. Yksirunkoisia tunturikoivuja Geidnojoen laaksossa Rastigaisalla, korkeus merenpinnasta noin 130 metriä. Koivujen runkojen mutkaisuus johtuu vuotomaailmiöstä, jossa rinne niiden alla valuu. Tunturikoivikossa koivut ovat keskimäärin 8–10 metriä korkeita ja yksirunkoisia. Kuvassa näkyvä tumma jäkälä on koivunruskokarvetta (*Melanelia olivacea*), jota kasvaa tunturikoivuissa vain siinä osassa, joka ei ole lumen peitossa talvisin. Tunturikoivikon aluskasvillisuus on enimmäkseen ruohokanukkaa (*Cornus suecica*) ja sammalia sekä varpuja kuten puolukkaa (*Vaccinium vitis-idaea*) ja pohjanvariksenmarjaa (*Empetrum hermaphroditum*).





*Kuva 4. Monirunkoisia tunturikoivuja pensasmaisina kasvustoina Geidnojoen jokilaakson ylärinteillä, korkeus merenpinnasta noin 200 metriä. On hyvin todennäköistä, että jokainen pensasmainen rykelmä on saman tunturikoivun kloonautuneita yksilöitä, sillä kasvullinen leviäminen on ääriolosuhteissa yleistä. Tunturin ylärinne on varsin kuiva ja karu ympäristö, jossa matalan, n. 1-2 metrisen tunturikoivun lisäksi kasvaa pohjanvariksenmarjaa ja vihviloita (*Juncus* sp.).*



*Kuva 5. Maanmyötäisesti kasvava tunturikoivuyksilö tasaisella paljakalla noin 480 metrin korkeudessa. Tämä yksilö kasvaa kausittain kuivuvan järven rannalla ja saa suojaa sen suurista kivistä. Tyypillisempää maanmyötäiselle kasvumuodolle olisi kasvaa jyrkässä rinteessä vieläkin korkeammalla. Tämä yksilö saattaa olla tunturikoivun ja vaivaiskoivun risteymä, mutta sillä on tunturikoivumaiset suurehkot lehdet.*

Fenotyyppin lisäksi yksirunkoinen ja monirunkoinen kasvumuoto eroavat toisistaan lisääntymistavassa: useimmiten yksirunkoiset tunturikoivut lisääntyvät siemenestä ja monirunkoiset kasvullisesti juurivesojen avulla (Kallio & Mäkinen 1978, Neuvonen et al. 2001, Tenow et al. 2001). Arktisella alueella kasvien vegetatiivinen lisääntyminen on yleisempää ja tehokkaampaa kuin siemenestä lisääntyminen mm. kukinnan, siementen tuoton ja itämisen energiatehottomuuden takia (Gough et al. 2015). Tunturikoivu lisääntyy siemenestä hyvin heikosti, sillä sen on vaikeaa tuottaa itämiskelpoisia siemeniä hybriditaustansa vuoksi (Vaarama & Valanne 1973), minkä lisäksi puurajalla kasvavat yksittäiset koivut kärsivät pölytyksen puutteesta, jolloin siemeniä ei tuoteta hyvinäkään vuosina välttämättä ollenkaan (Kullman 1984). Tunturikoivun lisääntymisprosessit kuten norkkojen muodostuminen, siementen määrä, laatu ja itävyys sekä siementaimien kesästä selviytyminen vähenevät korkeuden kasvaessa (Sveinbjörnsson et al. 1996). Monirunkoisten tunturikoivujen kasvumuoto antaa sille edun tilanteessa, jossa porojen laidunnus tai mittariperhosten toukkien aiheuttamat tuhot vahingoittavat suurta osaa populaatiosta, sillä juurivesojen kautta uusiutuminen on helpompaa kuin siemenestä (Kallio & Lehtonen 1973, Tenow et al. 2001). Jatkuva herbivoriapaine saattaa suosia koivun monirunkoista kasvutapaa, sillä jatkuvasti juurivesoista uusiutuva kloonitunturikoivu voi olla teoriassa kuolematon (Kallio & Mäkinen 1978). Lisäksi yksirunkoisten koivujen leviäminen siemenestä altistaa ne porojen laidunnukselle monirunkoisia enemmän, koska yksittäinen taimi on helpompi syödä lehdettömäksi kuin rypäs juurivesoja, jossa uloimmat suojaavat sisempänä olevia (Tenow et al. 2001, Wielgolaski & Sonesson 2001).

Tunturikoivun itämistä ja siementaimien kasvua haittaavat erityisesti tiivis ja paksu kerros sammalia, jäkäliä, varpuja tai ruohoja (Kallio & Lehtonen 1973, Oksanen & Virtanen 1995, Helle 2001, Magnússon & Magnússon 2001). Tunturikoivun siemenille otollisia kasvupaikkoja ovatkin häiriöpaikat kuten massaliikuntorinteet, tuulieroosiopainanteet, jokien penkereet, porojen ja ihmisten polut sekä vanhat nuotiopaikat (Kallio & Lehtonen 1973, Kallio & Mäkinen 1978, Oksanen & Virtanen 1995, Helle 2001, Forbes et al. 2005, Tømmervik et al. 2005). Maaperän tarvitsee myös olla sopivan kostea, jotta siementen itäminen on mahdollista (Wielgolaski 2005). Vaikka siemenet itävät paremmin maaperän häiriöpaikoilla, joissa lajienvälinen kilpailu on vähäisempää, on taimien talviselviytyminen erityisen heikkoa paljailla ja suojattomilla erityisesti routaprosessien takia (Magnússon & Magnússon 2001). Siementaimien talviselviytyminen ei riipu suoraan maaston korkeudesta (Sveinbjörnsson et al. 1996) vaan taimien koosta (Magnússon & Magnússon 2001), joten mikäli siemeniä kulkeutuu puuraja-alueelle muualta, esimerkiksi talvella tuulen mukana lumipeitteen päällä, voi se lisätä puurajalla kasvavien yksilöiden määrää (Kullman 1984). Toisaalta puurajalla rinteiden yläosissa jatkuva laidunnus on huomattava siementaimien kuolleisuutta lisäävä tekijä niiden



suhteellisen suojattomuuden vuoksi (Helle 2001, Tenow et al. 2001, Wielgolaski & Sonesson 2001). Muiden puulajien yksilöt voivat toimia tunturikoivun siementaimien suojana sääolosuhteilta tai herbivoreilta, jos ne sattuvat itämään sopivien puiden viereen (Magnússon & Magnússon 2001). Mikäli kasviyksilöiden määrä jollain alueella kasvaa, lisää se myös siementen yleisyyttä, jolloin uusien yksilöiden kasvu siemenestä vegetatiivisen kasvun lisäksi mahdollistuu (Gough et al. 2015).

#### 2.4.2 Kataja

Kataja esiintyy yleisenä koko Lapin alueella, ja sitä on tavattu 13–620 m mpy, joskaan korkeus ei ole katajan levinneisyyttä rajoittava tekijä (Kallio et al. 1971). Myös Rastigaisan alueella kataja on erittäin yleinen (Ryvarden 1969). Kataja menestyy erityisesti hieman kosteammissa painanteissa kuten jokien ja purojen varsilla, hiekkaisilla penkereillä sekä soiden reunoilla (kuva 6). Kasvaakseen suureksi kataja tarvitsee kostean ja emäksisen maaperän ja etelään avautuvan rinteet. Katajaa tavataan myös taluskivikoissa ja rinteiden juurella, mutta siellä sen kasvu on rajoittuneempaa. Kataja lisääntyy lähinnä kasvullisesti. Lapissa katajien korkeus on yleensä alle 1 m ja rungon paksuus maksimissaan 25 cm, mutta kataja voi elää jopa tuhat vuotta ja puuyksilön koko vaihtelee huomattavasti iän ja kasvupaikan mukaan (Kallio et al. 1971). Katajan kasvumuoto on riippuvainen talviolosuhteista sillä katajat kasvavat vain niin korkeiksi, kuin sen lumen alla suojassa olevat osat, sillä lumen pinnalla kuivuus ja pakkanen vaurioittavat katajaa (Kallio & Lehtonen 1973).



*Kuva 6. Katajapensaikkaa paljakalla noin 400 metrin korkeudessa, jossa katajayksilöt ovat noin puolen metrin korkuisia. Paljakalla katajat kasvavat yleensä maaston painanteissa tai muuten suojaisissa kohdissa ja purojen varsilla. Samat ympäristöt ovat suotuisia myös muille puulajeille kuten tunturikoivulle ja pajuille.*



#### 2.4.3 Raita

Raita esiintyy Utsjoen Lapissa 25–300 m mpy, erityisesti suurten jokien laaksoissa, mutta myös purojenvarsissa ja oligotrofisissa ympäristöissä usein rinteiden alla suojaisissa, hiekkaisissa paikoissa sekä lehdoissa ja tuoreissa tunturikoivikoissa (Kallio & Mäkinen 1975, Väre & Partanen 2012, kuva 7). Kosteissa paikoissa pajut (*S. borealis*, *S. caprea*) kasvavat suuriksi ja voivat muodostaa huomattavan osan pienalueen puustosta (Oksanen et al. 1995). Raidalle on ominaista voimakas hybridisaatio muiden pajulajien kanssa (Kallio & Mäkinen 1975).



Kuva 7. Raitaa kasvaa usein jokien ja purojen varsilla suojaisissa laaksoissa, joissa se voi saavuttaa puun määritelmän kasvaessaan muualla usein pensasmaisena. Kuva on suojaisesta Bodusvarrin laaksossa, noin 180 metrin korkeudessa, jossa raidat olivat 1,5–4 metrisiä ja tunturikoivut jopa 10 metrisiä.

#### 2.4.4 Pihlaja

Pihlaja esiintyy Lapissa 20–480 m mpy, erityisesti suurten jokien laaksoissa yksittäisenä puuna tai pensaana jopa tunturikoivun metsänrajaan asti (Ryvarden 1969, Mäkinen et al. 2011). Pihlajan tyypillisin kasvupaikka on lämmin ja aurinkoinen puoliavoin etelärinne hiekkaisella maaperällä, jossa kasvaa myös tunturikoivua ja katajaa suojana tuulelta ja poroilta (Mäkinen et al. 2011, Väre &



Partanen 2012, kuva 8). Pihlaja kasvaa myös kivikkoisilla kallioalueilla (Mäkinen et al. 2011) sekä varjoisimmillakin paikoilla vesistöjen reunoilla (Oksanen et al. 1995, Mäkinen et al. 2011).



Kuva 8. Pihlaja kasvaa arktis-alpiinisella alueella purojen varsilla, tai paikoissa joissa sen ei tarvitse kilpailla tunturikoivun kanssa, kuten tällä aukealla josta tunturikoivut ovat kuolleet. Kuva on noin 150 metrin korkeudesta Geidnojoen laaksosta, ja pihlajat ovat alle metrin korkuisia kuvan vasemmassa alakulmassa, repun pituus on noin 50 cm.

#### 2.4.5 Haapa

Haapaa esiintyy erityisesti alavilla mailla keskimäärin 20–410 m mpy, mutta Rastigaisan alueella vain noin 130 m mpy, ja se on erittäin harvinainen korkeammilla alueilla (Ryvarden 1969, Kallio & Mäkinen 1975). Haapa kasvaa metsänrajalla 0,5–8 m korkeaksi pensaaksi tai pieneksi puuksi (Väre & Partanen 2012). Haapa suosii erityisesti lämpimiä etelärinteitä, joille se muodostaa saarekkeita noin 20–40 metriä laakson pohjasta ylöspäin, missä lämpötilainversio ei ole yhtä voimakas (Kallio & Mäkinen 1975, Väre & Partanen 2012). Haapa esiintyy lähinnä yksittäisinä kloonipopulaatioina (Oksanen et al. 1995). Inarissa Nonabeljärven alueella on tavattu haavan triploidia lajiketta *Populus tremula f. gigas*, jonka nuoret lehdet muistuttavat *Populus balsamiferan* sileälaitaisia ja suippeita lehtiä (Kallio & Mäkinen 1975, kuva 9).





*Kuva 9. Haapa esiintyy tunturi-Lapissa erityisesti lämpimien rinteiden matalissa osissa. Näistä vasemmanpuolimmainen yksilö on tavattu paljakkalta noin 350 metrin korkeudesta. Molemmissa kuvissa näkyy haavalle epätavallinen puikea ja lähes ehjälapainen lehdenmuoto, joka voisi viitata triploidiin perimään. Oikeanpuoleisessa kuvassa on kymmenkunta haavan tainta noin 180 metrin korkeudessa, jotka ovat korkeudeltaan maksimissaan 40 senttiä ja hyvin todennäköisesti kaikki samaa kloonina.*

#### 2.4.6 Mänty

Mäntyä esiintyy Lapissa erityisesti Kevojoen varrella Utsjokilaaksossa yksittäin, mahdollisesti jäänteinä aiemmista mäntymetsistä (Kallio et al. 1971, Kallio & Lehtonen 1973, kuva 10). Puiden maksimikoko oli 1970-luvulla 10 metriä ja niitä esiintyi 25–450 m mpy, jonka lisäksi taimia ja muuten lyhytkasvuisia yksilöitä oli korkeudella 25–539 m mpy. Männyn havaittiin esiintyvän mikroilmastoltaan suotuisissa paikoissa, kuten etelärinteissä, joiden maaperä oli useimmiten moreenia (Kallio et al. 1971). Rastigaisan alueella mäntyä on tavattu Tenojoen ja Levajoen läheisyydestä noin 40 yksilöä (Ryvarden 1969). Myös Holtmeier (2005) havaitsi omassa tutkimuksessaan, että vuonna 1969 metsänraja oli noin 200 metrissä Kevon alueella ja yksittäisiä vanhoja mäntyjä löytyi noin 240 m mpy asti. Tätä korkeammalla olleet puut olivat kaikki vaurioituneita (Holtmeier 2005). Oksanen tutkimusryhminen (1995) ei havainnut yli kaksimetrisiä mäntyjä tutkimuksessaan, mutta löysi taimia sekä lyhytkasvuisia ja vaurioituneita yksilöitä koko tutkimusalueensa mannerilmastollisilta alueilta, joihin myös Rastigaisan alue kuului.

Helama (2011) havaitsi tutkimuksessaan, että männyn esiintymistä selitti eniten heinäkuun keskilämpötila vuosilustojen paksuuden perusteella. Myös toukokuun keskisademäärä vaikutti positiivisesti, mutta keskikesän sademäärällä ei havaittu olevan jatkuvaa vaikutusta. Mänty ei

myöskään lisääntynyt kuin erityisen suotuisina vuosina (Kallio et al. 1971). Holtmeier (2005) havaitsi omassa tutkimuksessaan, että 1960-luvulla alueella ei ollut ollenkaan männyn käpyjä, mutta vieraillessaan samalla alueella 1999 mäntyjen ympärillä oli sekä tuoreita että vanhempia käpyjä maassa. Näin ollen näyttää siltä, että 2000-luvulla männyt voivat lisääntyä Lapissa paikallisissa refugioissa säilyneiden yksittäisten mäntyjen kautta, eikä pitkän matkan siemenkuljetus ole enää ainoa mahdollisuus männyn leviämiseksi. Männyn leviäminen voi olla joko uuden metsän syntymistä ja männyn leviämistä nykyiselle tunturikoivuvyöhykkeelle tai sitten lyhytaikaisempaa ilmastollista oskillaatiota (Holtmeier 2005). Toisaalta myös mäntyjen vauriot ovat Holtmeierin (2005) mukaan lisääntyneet 2000-luvulla männyntalvihome (*Phacidium infestans*) -infektioiden lisääntyttyä.



Kuva 10. Mäntyä Levajoen laakson eteläisellä rinteellä noin 250 metrin korkeudessa. Vasemmanpuolimmainen yksilö on noin 4 metriä korkea, sen edustalla oleva yksilö alle metrin ja kuvan oikeassa reunassa oleva yksilö noin 1,5 metriä. Vaikka nämä männyt näyttävät varsin nuorilta, voivat ne todellisuudessa olla kymmenien vuosien ikäisiä, sillä esiintyvyytensä äärirajoilla männyn kasvu hidastuu huomattavasti. Alueelta löydettiin myös näitä mäntyjä selvästi isompia, jopa yli 10 metrisiä yksilöitä, jotka mitä todennäköisimmin ovat reliktejä aiemmasta lämpimän ilmaston jaksosta.

## 2.5 Herbivorian vaikutus tutkimuslajeihin

Pohjois-Norjassa tyypillisimpiä kasvinsyöjiä ovat hirvi (*Alces alces*), metsäjänis (*Lepus timidus*), metsäkanalinnut kiiruna (*Lagopus muta*) ja riekko (*Lagopus lagopus*), jyrsijät, kuten harmaakuvemyyrä (*Myodes rufocanus*) ja tunturisopuli (*Lemmus lemmus*) sekä hyönteiset, erityisesti mittariperhoset tunturimittari (*Epirrita autumnata*) ja hallamittari (*Operophtera brumata*) (Karlsson et al. 2005, Moen et al. 2008, Aune et al. 2011). Harmaakuvemyyrä käyttää talviravintonaan varpuja,



joten se voi vaurioittaa pienikokoisia tunturikoivuja (Oksanen & Virtanen 1995). Tunturisopuli sen sijaan ei syö varpuja, mutta poistaa tieltään kaikki esteet ravintonsa edestä ja voi siten aiheuttaa vaurioita (Oksanen & Virtanen 1995).

Luonnonvaraisten eläinten lisäksi alueella on porotaloutta, jossa suuretkin porolaumat (*Rangifer tarandus*) laiduntavat puurajan tuntumassa (Oloffsson et al. 2001, Aune et al. 2011). Norjalaisessa poronhoidossa painottuu porojen luonnollinen liikkuva vuodenaikaisrytmi, jossa talvella porot laiduntavat jäkälää tundralta ja kesällä ruohovartisia kasvia sekä lehtiä rannikolla ja keväällä ja syksyllä liikkuvat näiden välillä (Tømmervik et al. 2009). Porot syövät kesällä mieluiten tunturikoivun lehtiä, vaikka saatavilla olisi muidenkin puulajien lehtiä, ja lumioloiltaan vaikeina talvina porot syövät koivujen kaarnaa ja oksia (Helle 2001). Porojen herbivoria kohdistuu tunturikoivuihin pääasiallisesti kesä-elokuussa eli kasvukauden aikaan (Haukioja & Heino 1974), mikä vaikuttaa koivun kasvuun tehden siitä pensasmaisen (Helle 2001). Porot syövät tunturikoivun lehtiä kokonaismäärältään hyönteisiä vähemmän, mutta laidunnus on keskittynyt voimakkaammin tietyille porojen suosimille alueille (Haukioja & Heino 1974). Porojen vaikutus on voimakas erityisesti puurajalla, jossa porojen laidunnus voi määrittää metsä-puurajan rakenteen (Oksanen et al. 1995). Toisaalta esimerkiksi Sveinbjörnssonin (2001) mukaan porojen laidunnus ei olisi erityisen merkittävä tekijä tunturikoivun taimille metsän ulkopuolella porojen laidunnuskäyttäytymisestä johtuen. On kuitenkin havaittu, että laiduntavien eläinten, kuten poron ja lampaan, suuri määrä on rajoittanut puurajan etenemistä pohjoisemmaksi ja ylemmäksi Finnmarkissa ja Lapin alueella ylipäänsä (Tømmervik et al. 2005). Porot voivat kuitenkin vaikuttaa tunturikoivun leviämiseen myös positiivisesti rikkomalla maaperää ja parantaen siten siementen itämisolosuhteita (Tømmervik et al. 2005).

Tunturikoivuvyöhykkeellä tärkeimmät häiriöitä aiheuttavat herbivorit ovat tunturimittari ja hallamittari, joiden esiintymisaluetta rajoittaa talvilämpötila (Niemelä 1979, Tenow et al. 2001, Neuvonen et al. 2005). Tunturimittari on ravintokasvin suhteen varsin valikoiva; mieluisin ravintokasvi on tunturikoivu, jonka jälkeen vaivaiskoivu ja niiden puuttuessa jotkin pajulajit (*S. borealis* toisinaan syöty, *S. glauca* ei koskaan) (Kallio & Lehtonen 1973). Pihlaja ja haapa eivät tule koskaan syödyiksi, mikä mahdollistaa niiden kasvun lisääntymisen ravinteiden, kasvupaikkojen ja valon lisääntyttyä radikaalien tunturikoivutuhojen jälkeen (Kallio & Lehtonen 1973). Myöskään kataja ja raita eivät kelpaa tunturimittarin ravintokasviksi (Kallio & Lehtonen 1973, Kallio & Mäkinen 1975).

Hallamittari kestää talvipakkasia tunturimittaria huonommin, joten sen nykyinen levinneisyys rajoittuu Norjaan mereisen ilmaston alueelle (Tenow et al. 2001). Tunturimittarin osalta kriittinen

lämpötila on -36 °C, sillä sitä alemmissa lämpötiloissa kaikki tunturimittarin talvehtivat munat kuolevat (Niemelä 1979, Tenow et al. 2001). Tämän selkeän lämpötilavasteen vuoksi maastossa on havaittavissa massaesiintymien jälkeen, että kaikki lämpimillä mäillä olleet puut on syöty lehdeksi ja talvisten kylmänilmanjärvien alueella olevat puut ovat säästyneet (Niemelä 1979, Tenow et al. 2001). Pohjois-Lapin tunturimittareille ja hallamittareille on tyypillistä kausittaiset massaesiintymät, jotka voivat kestää yhdellä alueella kauemmin kuin yhden kasvukauden (Tenow et al. 2001). Pohjois-Lapissa on ollut mittareiden massaesiintymiä toistuvasti, esimerkiksi Torneträskillä vuosina 1954–1955 tunturimittari ja 1964–1965 hallamittari (Tenow et al. 2001), Utsjoelle 1960-luvulla (Lehtonen 1987) ja Rastigaisan alueella 1955 (Kallio & Lehtonen 1973). Tunturimittarien aiheuttamat tuhot eivät aina johda puuston kuolemiseen, mutta voivat pahimmassa tapauksessa aiheuttaa kokonaisvaltaista ja pitkäkestoista tuhoa ja metsän muuttumista tundraksi (Kallio & Lehtonen 1973, Lehtonen 1987, Tenow et al. 2001). Mikäli talvilämpötilat Pohjois-Lapissa nousevat yli -36 °C pakkaset ja kylmänilmanjärvien määrä ja esiintyvyys vähenee, on seurauksena todennäköisesti mittarituhojen leviäminen alueille, joihin on ennen virrannut talvella kylmää ilmaa, kuten Tenojoen laakso ja Finnmarksvidda (Tenow et al. 2001).

## 2.6 Ihmistoiminnan vaikutus tutkimuslajeihin

Ihmistoiminta vaikuttaa suoraan tunturikoivun esiintymiseen paikallisella tasolla. Erityisesti ihmisen pitämien eläinten, kuten lampaiden ja porojen, laidunnus vaikuttaa merkittävästi intensiivisen toiminnan alueella (Bryn & Daugstad 2001, Tømmervik et al. 2001). Kesälaidunnus on laskenut tunturikoivuvyöhykkeen ylärajaa 300–330 metriä Norjan rannikolla ja noin 150 metriä muilla alueilla, koska laiduntavat eläimet ja talvirehun kerääminen ovat vahingoittaneet puustoa (Bryn & Daugstad 2001). Muuallakin Lapissa on havaittu, että intensiivinen laiduntaminen hidastaa puurajan etenemistä (Tømmervik et al. 2005). Ihmistoiminnan vaikutus on vaihdellut eri aikoina, mutta yleinen trendi on ollut puurajan siirtyminen luonnollista alemmaksi tai etelämmäksi (Müller-Wille 2001). 1900-luvulla merkittävimpiä puurajaan vaikuttavia ihmistoimia olivat porojen laidunnus puurajan metsissä sekä koivujen kaataminen polttopuiksi. 2000-luvulla näiden lisäksi retkeilijät mahdollisten maastopyörien, mönkijöiden ja moottorikelkkojen kanssa ovat kuluttaneet maastoa ja vahingoittaneet puustoa (Müller-Wille 2001). Koivut eivät palaudu tallaamisen aiheuttamista vahingoista nopeasti tai helposti, vaan vahinko on usein pysyvä (Tolvanen et al. 2001). Ihmisille on kuitenkin tyypillistä valita kulkureitti näennäisen helppouden perusteella, joten muutamaa kymmentä senttiä korkeampi koivikko välttynee ihmisten liikkumismuotojen aiheuttamilta vahingoilta (Tolvanen et al. 2001). Ihmistoiminta voi myös helpottaa puiden leviämistä ja kasvua, maaperän rikkoutuessa kulkemisen tai leiriytyksen vaikutuksesta (Kallio & Lehtonen 1973, Kallio & Mäkinen 1978, Forbes et al. 2005).

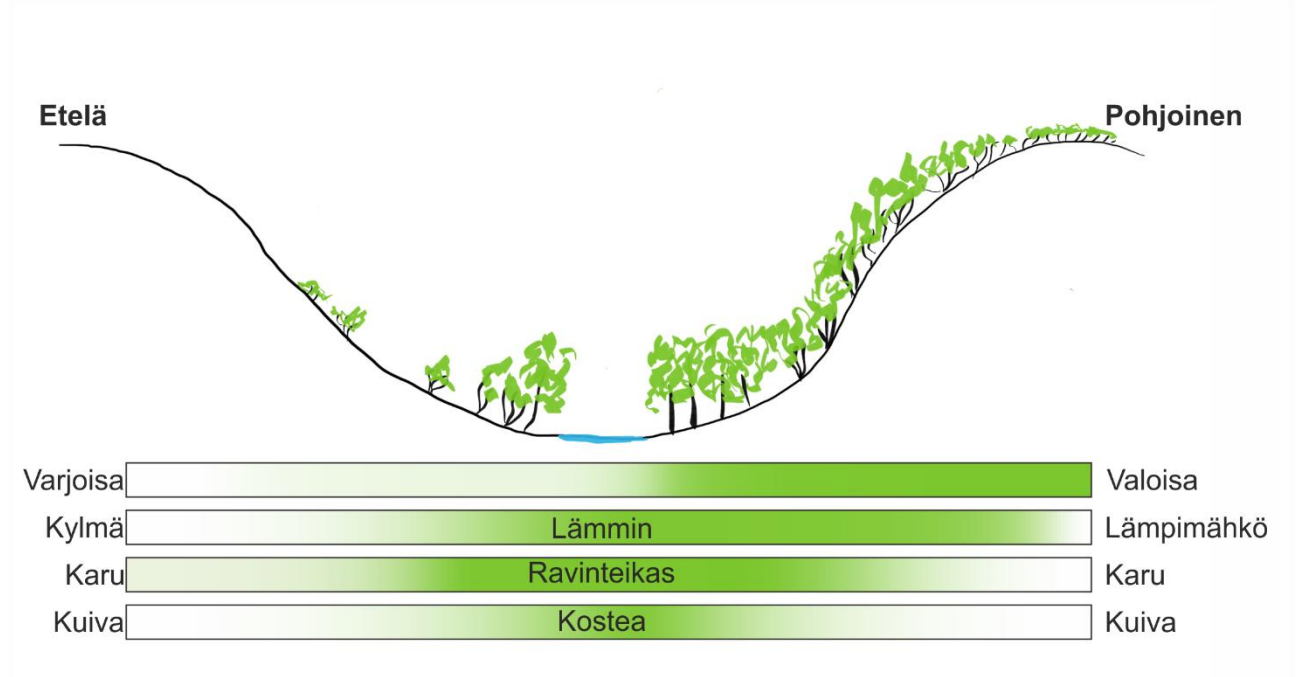
## 2.7 Fennoskandian metsän ja tundran vaihteluvyöhykkeen muodostuminen

Fennoskandiassa tunturikoivu kasvaa matalammissa kesälämpötiloissa kuin kuusi ja mänty, joten useilla alueilla sen puuraja on 150-200 metriä havupuiden puurajan yläpuolella ja myös huomattavasti pohjoisempana (Wielgolaski & Sonesson 2001). Pohjois-Fennoskandian sisämaan kuivassa ilmastossa puurajan metsät ovat yleensä pääosin pelkkää tunturikoivua, joskin satunnaisin haapakloonein, hajanaisin ja kärsivin männyin ja muutamien kuusikoin (Oksanen et al. 1995). Puuraja on kuitenkin monin paikoin laskenut herbivorien, erityisesti lampaiden ja porojen, vaikutuksesta siitä mitä se häiriöttömässä tilanteessa voisi olla (Wielgolaski & Sonesson 2001).

Tunturikoivun kasvumuoto, koko ja metsänraja vaihtelevat huomattavasti riippuen kasvupaikasta ja sen olosuhteista (liite 1). Koivun metsänrajan ulkopuolella suojaisilla paikoilla saattaa esiintyä yksittäisiä puita, puurykelmiä tai pensasmaista kasvustoa (Kallio & Mäkinen 1978, Odland 1996, Sveinbjörnsson 2001, Holtmeier 2005). Paikallisesti tunturikoivun pituuteen vaikuttavat myös alueen talviolosuhteet siten, että tunturikoivut eivät välttämättä pääse kasvamaan suojaavan lumipeitteen paksuutta korkeammiksi talvivaurioiden vuoksi (Kallio & Mäkinen 1978, Callaghan et al. 2002, Wehberg et al. 2005). Tunturikoivun korkeus yleensä pienenee maaston korkeuden kasvaessa mahdollisesti lämpötilaakin merkittävämpien ympäristötekijöiden vaikutuksesta, esimerkiksi kovien tuulten, kasvukauden lyhyiden tai ravinteiden, kuten typen, ja veden saatavuuden vuoksi (Tømmervik et al. 2005). Kallio ja Mäkinen (1978) havaitsivat, että Utsjoen alueella tunturikoivujen keskikorkeus lyheni 37cm jokaista 10 metrin maaston nousua kohden siten, että 270 m mpy tunturikoivut olivat keskimäärin 6 metrisiä ja 350 m mpy alle 3 metrisiä. Samalla alueella tutkimusta tehnyt Holtmeier (2005) havaitsi, että vuonna 1999 keskikorkeudeltaan 4–6 metrin koivumetsä loppui 280 m mpy ja suojaisilla alueilla 350 m mpy tunturikoivut olivat jopa 4 metrisiä.

Tunturikoivun metsänrajana on pidetty lämpimimmän kuukauden 10 °C isotermin, mutta Odland (1996) itse havaitsi sen korreloivan merkittävästi lämpimimmän kuukauden 15,8 °C isotermin kanssa ja neljän lämpimimmän (kesä-syyskuu) kuukauden 13,2 °C isotermin kanssa. Utsjoen alueella tunturikoivumetsän alin metsänraja on noin 150–200 m mpy eli samassa tasossa mäntymetsän ylärajan kanssa (Kallio & Mäkinen 1978). Rastigaisan alueella tunturikoivu muodostaa koko metsävyöhykkeen ja korkeimmalla sijaitseva havainto on 640 m mpy (Ryvarden 1969). Tunturikoivu muodostaa Pohjois-Fennoskandiassa selkeän vertikaalisen vyöhykkeen havumetsän ja alpiinisen tundran välissä, jossa se on suhteellisen pysyvä sukkession loppuvaihe (Aas & Faarlund 2001). Etelä- ja pohjoisrinteiden välinen ero metsänrajan korkeudessa on noin 20–30 metriä johtuen aspektin aiheuttamasta vaihtelusta saapuvan säteilyn määrässä (Kallio & Mäkinen 1978, Odland 1996). Metsänrajan ja puurajan välinen korkeusero maastossa vaihtelee huomattavasti paikallisista

oloista riippuen yleisestä 10–25 metristä jopa 75 metriin (Odland 1996). Maastossa havaittavien metsän- ja puurajan muodostumiseen vaikuttavat ilmasto-olojen, eli lämpötilan ja sademäärän (Odland 1996, Meier et al. 2005), lisäksi muut tekijät kuten lumivyöryt, tuuliolosuhteet, paikallinen topografia, herbivoria, tulipalot, tuholaiset, kasvitaudit ja ihmistoiminta (Oksanen et al. 1995, Odland 1996, Callaghan et al. 2002). Paikallisista olosuhteista johtuen metsänraja on hyvin selväpiirteinen rinteissä, joissa myös ympäristöolot vaihtelevat pienemmillä alueilla, kuin tasangoilla, joilla ympäristöolot ovat tasaisemmat laajemmalla alueella (Callaghan et al. 2002, Meier et al. 2005, kuva 11). Erot etelään ja pohjoiseen avautuvien rinteiden välillä voivat vastata jopa 200 kilometrin eroa ilmastossa (Sormunen et al. 2011).



Kuva 11. Tunturikoivun esiintyvyyden ja korkeuden muutos itä-länsisuunnassa kulkevan jokilaakson etelä-pohjoissuuntaisessa poikkileikkauksessa Rastigaisalla. Saman laakson vastakkaisilla rinteillä on merkittävät erot ympäristöoloissa, minkä vuoksi tunturikoivu kasvaa pohjoisella rinteellä suuremmaksi, tiheämmin ja korkeammalla kuin eteläisellä rinteellä. Kuvan joen pohja on alle 200 metrin korkeudessa ja kuvaustasanne noin 300 metrin korkeudessa.

### 3. Menetelmällinen teoriatausta

#### 3.1 Lajilevinneisyysmallinnus

Lajilevinneisyysmallinnuksella (species distribution modelling, tästä eteenpäin SDM), pyritään selvittämään tutkimuslajeille sopivat ympäristöolosuhteet vertailemalla ympäristömuuttujia sekä lajista saatavilla olevaa havaintoaineistoa. Tämän perusteella voidaan selvittää ne maantieteelliset alueet, joilla laji voi potentiaalisesti esiintyä (Pearson 2007). Lajilevinneisyysmallinnuksen keskeisimpiä olettamuksia on, että lajien esiintyvyyden ja ympäristömuuttujien välillä on tilastollinen riippuvuus (Mod & Luoto 2016). Ilmastomuuttujat ovat keskeisimpiä ja käytetyimpiä SDM:ssä, koska lajien levinneisyyksien oletetaan olevan joko kokonaan tai osittain ilmastoriippuvaista (Araújo & Peterson 2012). Ilmastoriippuvuutta perustellaan sillä, että lajien levinneisyysalueet ovat hyvin samankaltaisia tiettyjen ilmastomuuttujien kanssa ja lajien levinneisyysalueet ovat muuttuneet samassa suhteessa ilmaston kanssa ajan kuluessa (Araújo & Peterson 2012). Kuitenkaan ei voida olettaa, että lajisto olisi todellisuudessa kaikissa tilanteissa täysin tasapainossa vallitsevan ilmaston kanssa, vaikka se on tarpeellinen taustaoletus mallinnuksen kannalta (Araújo & Peterson 2012). Samaten oletetaan, että ekolokeron (environmental envelope) ulottuvuudet pysyisivät suunnilleen samoina siirrettäessä mallia ajassa tai paikassa (Araújo & Peterson 2012). Onkin oletettava, että lajien perityt fysiologiset ominaisuudet suhteessa ympäristömuuttujiin säilyvät eli lajien fundamentaalinen ekolokero pysyy vakiona, vaikka tarkasteluajanjaksoa muutettaisiin (Araújo & Peterson 2012). SDM:iä tulkitessa on tärkeää verrata tuloksia ekologiseen teoriaan sekä kokeellisten tutkimusten tuloksiin (Mod & Luoto 2016).

Lajilevinneisyysmallinnuksen minimivaatimukset ovat havaintoaineisto tutkimuslajista sekä aineisto halutuista ympäristömuuttujista (Pearson 2007). Lajilevinneisyysmallinnuksessa keskeistä on huomioida se, että yleensä mallinnetaan lajien potentiaalista esiintymisaluetta, eikä suinkaan lajien yksilöiden tulevia todellisia sijainteja, jolloin mm. lajin leviämiskyky ja lajien väliset suhteet olisi välttämätöntä huomioida mallinnuksessa (Araújo & Peterson 2012). Lisäksi malleja tarkasteltaessa on otettava huomioon, että luonto ei ole suljettu systeemi, jossa on vain rajattu määrä vaikuttavia tekijöitä, vaan aina voi olla mallin ulkopuolisia vaikuttimia (Araújo & Peterson 2012).

Jokaisella lajilla on oma ekolokero, jonka määrittävät ne ympäristömuuttujat, joista kukin laji on riippuvainen. Fundamentaallinen ekolokero kattaa kaikki ympäristöolosuhteiltaan lajille suotuisat alueet (Pearson 2007). Jos fundamentaalista ekolokeroa määrittävät ympäristömuuttujat mallinnetaan maantieteelliseen tilaan, saadaan aikaiseksi kartta lajin potentiaalisesta levinneisyydestä. Se ei kuitenkaan välttämättä ole täysin sama kuin todellinen levinneisyys esim. bioottisten vuorovaikutusten, leviämisesteiden tai muiden häiriöiden takia (Pearson 2007). Toisaalta

levinneisyysmallia ei saa tarkastella liian poissulkevasti, sillä se mikä voi vaikuttaa virheeltä mallinnuksessa eri tilastollisin menetelmin, saattaa selittyä lajin ekologialla tai evolutiivisella ja levinneisyshistorialla (Guisan & Thuiller 2005). Lajilevinneisyysmallinnus toimii keskimääräisesti paremmin lajeille, joilla on hyvin selkeät ekologiset lokerot ja pienet levinneisyysalueet kuin generalistilajeille (Luoto et al. 2005). Esiintymisalueidensa rajoilla olevat lajit mallintuvat keskimääräisesti paremmin kuin laajalle levinneet, kuten myös lajit, joiden levinneisyys on suppea verrattuna hyvin hajallaan esiintyviin lajeihin (Heikkinen et al. 2006). Tämä täytyy huomioida mallien toimintaa tarkastellessa, varsinkin jos halutaan tietää ilmastonmuutoksen vaikutuksesta lajien levinneisyyteen (Heikkinen et al. 2006).

Lajilevinneisyysmallinnuksessa voidaan mallintaa joko lajien todellista maantieteellistä esiintymistä tai potentiaalista esiintymisaluetta suhteessa ilmastoon ja muihin ympäristömuuttujiin (Pearson 2007). SDM-mallien tarkoituksena on selvittää valitun lajin esiintyvyys suhteessa vallitseviin ympäristöoloihin perustuen lajihavaintojen ja ympäristömuuttujien väliseen riippuvuuteen (Luoto et al. 2005). Mallien keskeisimpiä ominaisuuksia on mahdollisuus käyttää niitä useiden eri lajien ja ympäristömuuttujien välisten suhteiden tarkasteluun, minkä lisäksi niitä voidaan hyödyntää ilmastonmuutoksen vaikutusten tarkastelussa myös sellaisilla lajeilla, joiden ekologia on puutteellisesti tunnettua (Luoto et al. 2005). Mallinnettavan ympäristöllisen tilan määrittelevät ympäristön minimi- ja maksimihavainnot jokaisesta valitusta ympäristömuuttujasta siten, että lajien esiintyvyshavainnot jäävät näiden väliin (Guisan et al. 2017). Lineaarisiin funktioihin perustuvien mallien huono puoli on oletus havainnon ja muuttujan binaarisesta suhteesta, jolloin yksi havainto esiintymisalueen äärilaidalla voi olla yhtä merkittävä kuin tuhat havaintoa alueen keskiosissa. Toinen huono puoli on, että kaikkia selittäviä muuttujia käytetään samalla painoarvolla, vaikka todellisuudessa niiden vaikutusten suhteissa voi olla eroja. Seurauksena voi olla erittäin hyvin nykyisyyttä edustava malli, mutta hyödynnettävyys muutosten tulkinnassa voi heikentyä (Guisan et al. 2017).

Nykyisten levinneisyyksien tutkimisen lisäksi SDM-menetelmillä voidaan tuottaa levinneisyysennusteita eri alueille ja ajanjaksoille, kuin millä malli on muodostettu. Näin voidaan kartoittaa lajin potentiaalista esiintymistä toisella maantieteellisellä alueella tai tulevaisuudessa esimerkiksi ilmastonmuutosmallinnuksen myötä (Pearson 2007, Araújo & Peterson 2012). Ilmastonmuutoksen vaikutuksia mallinnettaessa on syytä huomioida, että mikäli alueen ilmaston oletetaan muuttuvan radikaalisti mallin ennustekyky ei välttämättä riitä, jos kalibrintiaineistossa ei ole vastinetta tulevalle ilmastolle (Pearson 2007). Ilmastonmuutoksen vaikutuksia mallinnettaessa mallit usein perustuvat enemmän lajien havaituille ekolokeroille kuin niiden fundamentaalisille



ekolokeroille, jolloin mallinnuksen tulokset saattavat olla epätäydellisiä, kun kaikkia muuttuvia tekijöitä ei ole huomioitu (Guisan & Thuiller 2005). Toisaalta pelkästään tarkastelemalla havaintoaineistoa ei voida päätellä johtuuko lajin esiintyminen tai poissaolo tietyltä paikalta bioottisista vuorovaikutussuhteista vai keskeisen ympäristötekijän puutteesta mallinnuksessa (Guisan & Thuiller 2005). Mallien tarkkuutta ilmastonmuutoksen vaikutusten mallinnuksessa pystytään parantamaan kiinnittämällä huomiota niitä ympäröiviin konseptuaalisiin viitekehyksiin sekä hyödyntämällä ekologista teoriatietoa (Austin & Van Niel 2011). Oleellista on valita käytetyt mallinnusmenetelmät ja aineistot konseptuaalisen viitekehyksen mukaan siten, että ne todella vastaavat esitettyihin kysymyksiin (Araújo & Peterson 2012).

### 3.2 Mallien epävarmuuden hallinta

Mallinnettaessa monimutkaisia kokonaisuuksia kuten lajien levinneisyyttä sekä erityisesti ennustettaessa eri alueille tai ajanjaksoille on huomioitava lähtöaineiston ja mallien rajoitukset sekä varmistettava mallien luotettavuus. Pieni otoskoko on merkittävä tekijä mallien epävakaudessa ja epävarmuudessa, mutta aineiston minimikoosta ei ole olemassa universaalia sääntöä sillä eri menetelmät käyttäytyvät eri tavoin (Guisan & Thuiller 2005). Eri mallinnusmenetelmiin tarvitaan erilaista aineistoa. Lajien levinneisyshavainnot voivat sisältää pelkkää läsnäolotietoa, eli havaintoja ainoastaan lajien esiintymisestä tai läsnä- ja poissaolotietoa, joka sisältää tiedon myös lajien esiintymättömyydestä (Pearson 2007). Mallinnuksen oikeellisuuden parantamiseksi on tavallista tarkastella useita erilaisia mallinnusmenetelmiä, jotta saataisiin selville millä on paras ennustetarkkuus kyseisen tutkimuksen kontekstissa (Marmion et al. 2009).

Ilmastonmuutosmallinnuksessa on tärkeää huomioida mallien rajoitteet ja varmistaa mallien toimivuus käyttämällä selkeästi toisistaan eroavia kalibrointi- ja validointiaineistoja. Mikäli mallien toimivuus on epävarmaa ei voida luottaa, että yhden paikan aineistolla tehdyn mallin selittävyys toisessa paikassa tai ajassa olisi kovin hyvä. Ilmastonmuutosmallinnuksen tulosten tarkastelussa on oltava erityisen tarkkana silloin, jos käytetyn mallin kalibrointiaineisto ei kata tutkimuslajin nykyisen levinneisyyden kaikkia alueita (Luoto et al. 2005). Mikäli täysin itsenäisiä kalibrointi- ja validointiaineistoja ei voida käyttää esimerkiksi aineiston pienen koon vuoksi, voidaan sen sijasta käyttää saman aineiston pilkkomista kalibrointi- ja validointiaineistoihin eri toistokerroilla. Aineisto voidaan jakaa joko kerran tai useasti käyttämällä menetelmiä, jotka pilkkovat aineistoa kalibrointi- ja validointiosiin eri otoksiin perustuen (Naimi & Araújo 2016). Tätä aineiston jakamista voidaan myös toistaa useita kertoja, jolloin saadaan n-kertainen ristiinvalidointi sen mukaan, montako toistoa tehdään (Araújo & Luoto 2007).

Muuttujien välinen korrelaatio eli multikollinearisuus tarkoittaa sitä, että selittävät muuttujat ovat riippuvaisia toisistaan, jolloin havainnot eivät ole itsenäisiä eivätkä ne siten ole itsenäisiä selittäviä muuttujia (Naimi & Araújo 2016). Multikollinearisuus on ongelma siksi, että keskenään korreloivat muuttujat saavat usein korkeampia merkitsevyysarvoja kuin itsenäiset muuttujat, jolloin ekologisesti merkittävämpiä muuttujia saattaa jäädä pois mallista niiden näennäisen huonommuuden vuoksi (Luoto et al. 2005). Muuttujien välistä korrelaatiota voidaan tutkia esimerkiksi parittaisen korrelaation kertoimien variaatioita tarkastelevalla VIF-menetelmällä (Variation Inflation Factors), jolloin eniten korreloivat voidaan tiputtaa pois analyysistä (Luoto et al. 2005, Naimi & Araújo 2016). Toinen tapa on käyttää Pearsonin (r) tai Spearmanin (p) korrelaatioita kahden eri muuttujan välillä ja mikäli niiden korrelaatio ylittää tietyn kynnsarvon, yleensä  $|0,7|$ , molempien muuttujien sisällyttäminen malliin aiheuttaisi ongelmia kollinearisuuden kanssa (Naimi & Araújo 2016).

### 3.3 Ympäristömuuttujat mallinnuksessa

Selittäviä ympäristömuuttujia valittaessa on yleensä suotavaa käyttää sellaisia muuttujia, joilla on suora fysiologinen vaikutus tutkittavaan lajiin, sillä epäsuorien muuttujien käyttäminen saattaa johtaa virheellisiin malleihin (Guisan & Thuiller 2005, Pearson 2007). Usein samat ympäristömuuttujat ovat tärkeitä eri mallinnustekniikoissa, mutta eroja mallien välillä voi esiintyä johtuen eroista mallinnusalgoritmeissa ja niiden tavassa valita ja yhdistellä eri muuttujia (Marmion et al. 2009). Eri tutkimuksissa käytetään huomattavan erilaisia muuttujia mallintamaan näennäisesti saman asian, esim. veden tai lämpötilan, vaikutusta, minkä seurauksena tutkimusten tulosten keskinäinen vertailu voi olla haastavaa (Austin & Van Niel 2011).

Ympäristömuuttujia valitessa on otettava huomioon aineistojen spatiaalinen resoluutio suhteessa haluttuihin tuloksiin, sillä epätarkkoja muuttujia käytettäessä ennusteetkaan eivät voi olla tarkkoja (Guisan & Zimmermann 2000). Ympäristömuuttujat voidaan luokitella kolmeen kategoriaan: resurssimuuttujat, joita tarvitaan suoraan elintoimintoihin (kasveilla esim. ravinteet, vesi, valo), suorat muuttujat, jotka eivät ole kulutettavia, mutta vaikuttavat silti elintoimintoihin (esim. lämpötila, pH) ja epäsuorat muuttujat, joilla ei ole suoraa vaikutusta fysiologiaan (esim. kaltevuus, korkeus merenpinnasta) (Guisan & Zimmermann 2000). Useimmiten kasvillisuuden muutosta tutkittaessa on keskitytty viiteen keskeiseen muuttujaan: ilman lämpötilaan, maaperän kosteuteen, aktiivisen kerroksen paksuuteen, herbivoriaan ja lumen vaikutuksiin (Martin et al. 2017). Mallinnustutkimuksissa on havaittu, että lisäämällä ilmastomalleihin ei-ilmastollisia ympäristömuuttujia, kuten topografiaa tai maaperän kosteutta, voidaan mallien ennustetarkkuutta parantaa (Sormunen et al. 2011).

Selittäviä muuttujia valitessa on syytä käyttää jotain menetelmää valinnassa, ellei perusta valintaa a priori oletuksiin lajin ekologiasta (Luoto et al. 2005, Guisan et al. 2017). Askeltava poisto, eteenpäin, taaksepäin tai molempiin suuntiin, on perinteinen menetelmä, jossa mallit toimivat siten, että pienimmän valitun tilastollisen tunnusluvun saanut muuttuja poistetaan. Tällöin lopputuloksena pitäisi olla malli, jossa kaikki selittävät muuttujat ovat tilastollisesti merkitseviä, joskaan eivät välttämättä ekologisesti merkittäviä (Luoto et al. 2005, Guisan et al. 2017).

### 3.4 Yleistetty additiivinen malli

Yleistetty additiivinen malli (Generalized Additive Model, tästä eteenpäin GAM) on yleistetyn lineaarisen mallin (Generalized Linear Model, GLM) ei-parametrinen versio, joka kykenee sovittamaan erisuuntaisia vastekäyriä aineiston mukaisesta ennalta määrättyihin vapausasteisiin perustuen (Guisan et al. 2002, Guisan et al. 2017). GAM on monipuolinen koska se sallii samassa mallissa sekä lineaariset että korkeamman asteen yhtälöiden mukaan sovittuvat vastekäyrät (Luoto et al. 2005). GAM:n vapausasteiden määrä on käyttäjän päätettävissä, ja sitä valitessa on syytä ottaa huomioon, että GAM on aineistoon perustuva ja siksi herkkä ylisovittamaan, mikäli vapausasteiden määrä on erityisen korkea (Guisan et al. 2017). Mallien ylisovittuminen on ongelma, koska se tekee mallista vähemmän yleistettävän ja saattaa sovittaa aineiston ”taustamelua”, jolla ei ole kokonaisuuden kannalta merkitystä (Luoto et al. 2005). GAM on hyödyllinen lajilevinneisyysmallinnuksessa, sillä lajien vasteet muuttujiin ovat usein varsin komplekseja ja siksi vaikeita sovittaa lineaarisiin tai symmetrisiin vastekäyriin. Tästä syystä GAM toimii usein GLM:ää paremmin (Luoto et al. 2005, Guisan et al. 2017).

### 3.5 Luokittelupuut

Klusterointi on koneoppimismenetelmä, joka on yleisesti käytössä tilastollisissa analyysissä monilla tieteenaloilla. Yleisesti ottaen luokittelu- ja koneoppimismenetelmät eivät tuota regressiomenetelmiä parempia tuloksia, mutta osa niistä on helposti ymmärrettäviä ja voidaan esittää erittäin informatiivisesti (Guisan et al. 2017). Ne voivat olla myös muita menetelmiä tukevia tai ne voivat tuoda esiin ominaisuuksia, joita muut menetelmät eivät löydä, kuten selittävien muuttujien välisiä interaktioita (Elith et al. 2008, Guisan et al. 2017). Koneoppimismenetelmät lähtevät olettamuksesta, että systeemistä ei tiedetä mitään etukäteen, minkä vuoksi sen rakenteet on selvitettävä. Tällöin painotus on mallin kyvyssä ennustaa hyvin sekä mitä ennustetaan ja miten ennusteen onnistumista mitataan (Elith et al. 2008). Luokittelupuu (classification tree) on menetelmä, jonka tarkoituksena on selittää yhden muuttujan, esim. lajin esiintyvyys, biomassa tai runsaus, variaatiota selittävien muuttujien avulla (Guisan et al. 2017). Vastemuuttuja voi olla epäjatkuva tai binäärinen

(luokittelupuut) tai jatkuva (regressioon perustuvat puut) ja selittävät muuttujat voivat olla tyypiltään mitä tahansa (Elith et al. 2008, Guisan et al. 2017).

Aineiston jaottelu perustuu käytännössä joko luokitteluvirheen minimointiin tai maksimoimaan luokkien välisen vaihtelun. Jakamismenetelmää toistetaan muodostuneille ryhmille rinnakkaisissa noodeissa, jolloin puu kasvaa kokoa. Seurauksena voi olla, varsinkin suurella aineistolla, luokittelupuun ylisovittavuus, jolloin se ennustaa kalibrointiaineiston täydellisesti, mutta sen ulkopuolinen ennustavuus on huono. On tärkeää optimoida puun koko kalibrointiaineistoon sovittuvaksi esimerkiksi ristiinvalidointia hyödyntämällä. Samalla on kuitenkin huomioitava, että puu säilyttää ennustekykynsä myös kalibrointiaineiston ulkopuolella. Epäjatkuvilla muuttujilla luokittelupuun noodeissa on aina vain yksi vaihtoehto, jonka mukaan jako tehdään, joten jokainen puun taso muodostaa uuden ryhmän (Guisan et al. 2017). Se, kuinka monta eri tasoa luokittelupuuhun kannattaa sisällyttää riippuu täysin käytetystä aineistosta: suurella aineistolla oletusarvo on 20, kun taas pienemmällä alle 100 havaintoa sisältävällä aineistolla on järkevämpää käyttää arvona esim. 5 tai 10. Myös ristiinvalidointien määrää kannattaa muuttaa käytetyn aineiston koon perusteella (Guisan et al. 2017). Optimiarvot vaihtelevat varsinkin läsnä- ja poissaolo aineistoissa lajin prevalenssin mukaan (Elith et al. 2008).

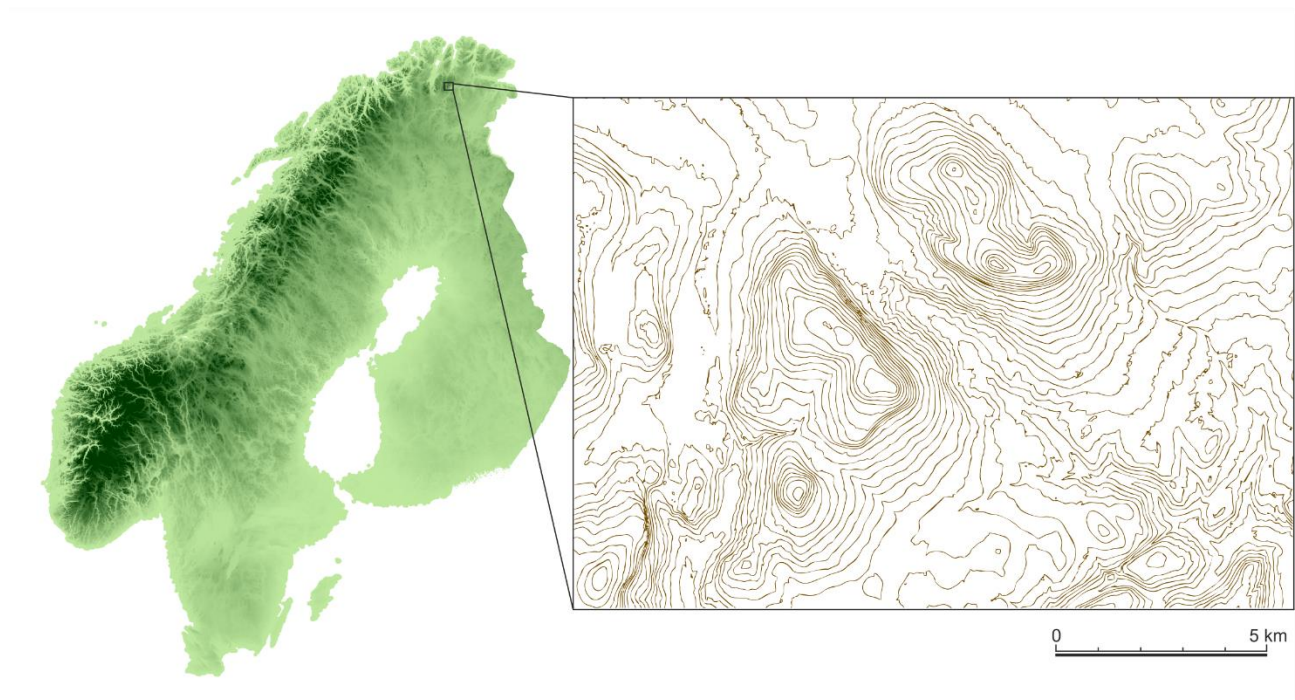
Boosting (boosted regression tree, BRT, nimeltään myös generalized boosted method GBM) käyttää eteenpäin askeltavaa menetelmää, jossa iteratiivisesti sovitetaan yksinkertaisia luokittelupuita opetusaineistoon lisäten samalla vähitellen huomiota heikosti mallinnettuihin havaintoihin sovittamalla samojen selittävien muuttujien residuaalit uudestaan (Elith et al. 2008, Guisan et al. 2017). GBM:ssä ensimmäiseksi puuksi valitaan sellainen, joka määritellyllä puun koolla selittää eniten (Elith et al. 2008). Keskimääräisesti olisi hyvä, että käytetty opetusaineisto sisältäisi noin 50 – 70 % kokoaineistosta, koska tätä pienemmällä määrällä tuotettu malli sisältää suuren vaihtelun eri ajojen välillä, jos puiden määrä on pieni. GBM:ssä tärkeää on sovitettavien puiden määrä, oppimismen nopeus ja interaktioiden syvyys. On useimmiten parempi, että oppimismen nopeus on hitaampi eli yhden puun merkitys on pienempi ja puita on paljon, kuin toisin päin, koska se vähentää satunnaisvaihtelua aineiston käsittelyssä (Elith et al. 2008, Guisan et al. 2017). GBM:ssä selittävien muuttujien välinen suhteellinen merkitys lasketaan siten, että malli laskee monestiko kutakin muuttujaa, on käytetty puun muodostamisessa, miten se on parantanut puun selittävyttä ja tulos keskiarvoistetaan kaikille puille, jonka jälkeen tulos skaalataan niin että arvot ovat yhteensä 100 (Elith et al. 2008). GBM:n keskeisimmät erot lineaarisiin malleihin ovat p-arvojen puuttuminen, mikä vaikeuttaa tilastollista tulkittavuutta, vapausasteiden tulkinnan haastavuus sekä mallin

toimintaperiaatteen eroaminen huomattavasti lineaarisen mallin oletuksesta, että olisi olemassa yksi ”paras” selittävä malli (Elith et al. 2008).

## 4. Aineisto ja menetelmät

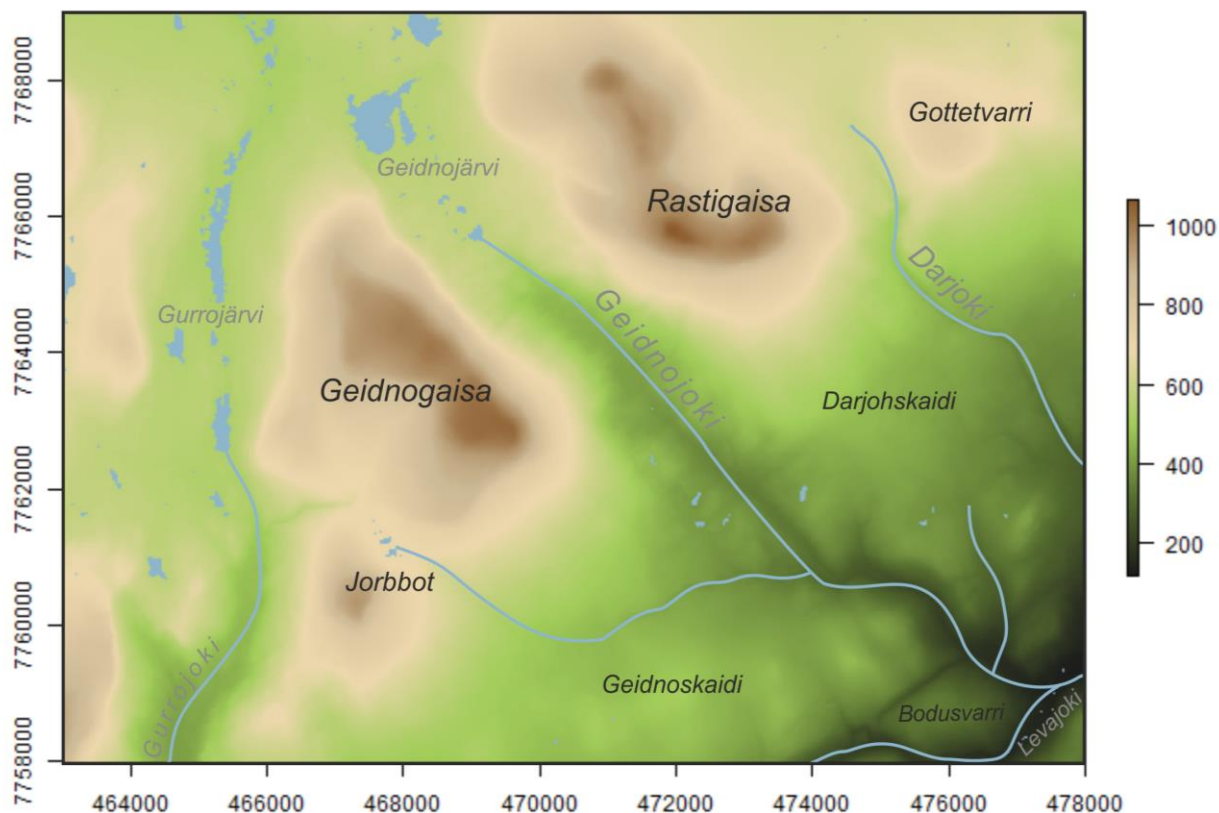
### 4.1 Tutkimusalueen kuvaus

Tutkimusalue on 10 x 15 km Rastigaisa-tunturin alue Pohjois-Norjassa (kuva 12). Tutkimusalue sijaitsee oroarktisella alueella, jossa metsä vaihettuu tundraksi, ja on siten erityisen altis alue ilmastonmuutoksen vaikutuksille ja siksi hyvä tutkimusalue ilmastonmuutosmallinnukseen.



*Kuva 12. Tutkimusalueen sijainti Pohjois-Norjassa.*

Tutkimusalueen korkeus vaihtelee n. 130–1067 m mpy (kuva 12) ja kattaa laajan gradientin erilaisia ympäristöjä alavien jokilaaksojen tunturikoivikoista varpuvaltaisen paljakan kautta aina puuttomiin rakkakivikoihin Rastigaisan ja Geidnogaisan huipuilla.



Kuva 13. Tutkimusalueen korkeussuhteet sekä keskeisin paikannimistö. Paikannimien kirjoitusasu on yksinkertaistettu sekä suomennettu alkuperäistä saamenkielisiä nimistä.

## 4.2 Kenttämenetelmät

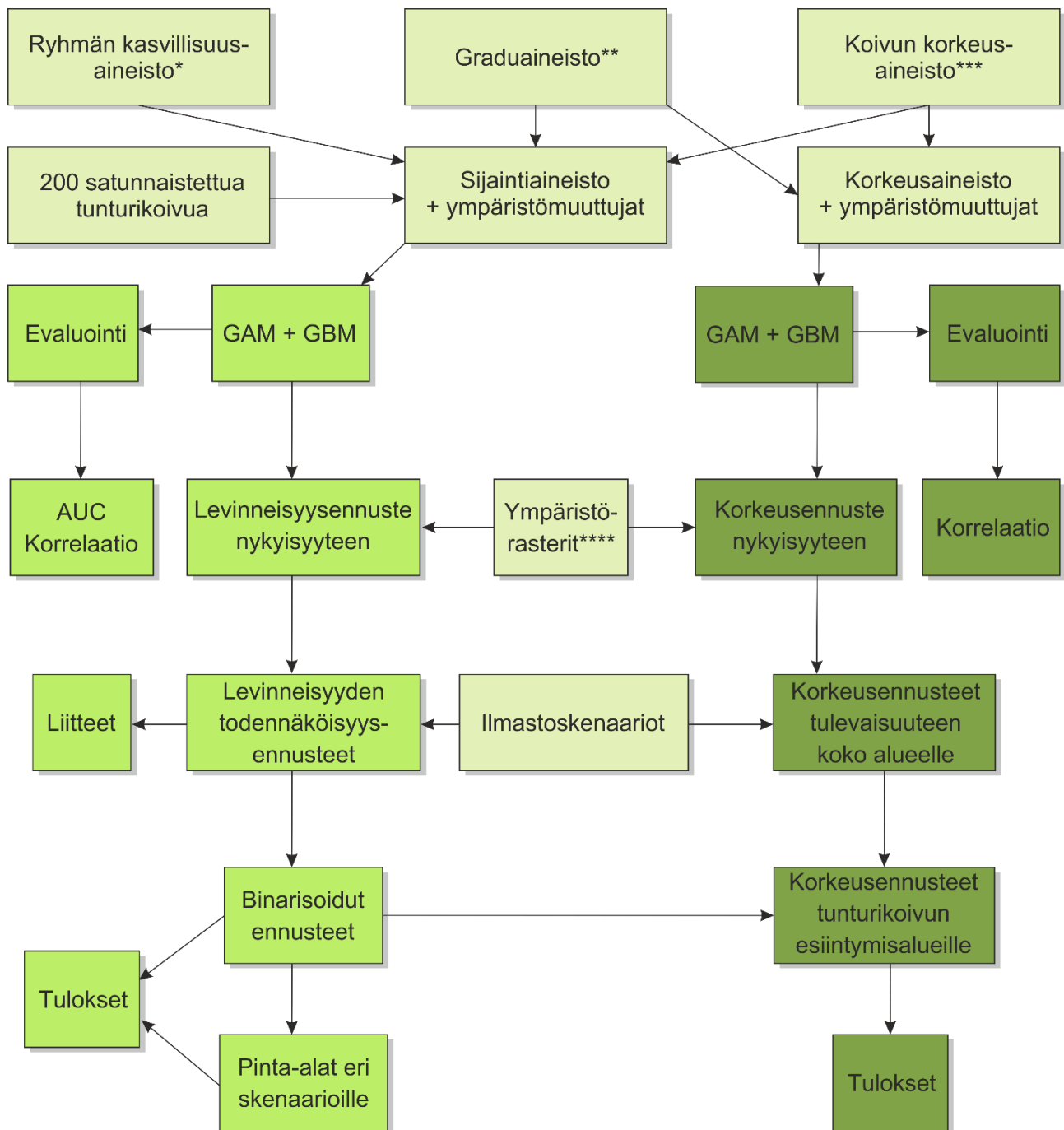
Kenttätöiden tarkoituksena oli kartoittaa Rastigaisan alueen puulajiston spatiaalista sijoittumista tarkemmin, kuin mitä ilmakuvista on tulkittavissa. Tavoitteena oli kartoittaa kaikki havainnot kaikista tutkimuslajeista, myös taimet sekä pensaksi luokiteltavat yksilöt, joten kokorajoitusta puulajeille ei tässä tutkimuksessa ollut. Kenttätöitä tehtiin neljän viikon aikana heinä-elokuussa 2016. Kenttätöitä varten alue jaettiin 500 m x 500 m ruutuihin, josta käytiin tarkistamassa jokaisen ruudun keskipiste, mikäli se sijaitti alle 500 metrin korkeudella merenpinnasta, koska tämä on keskimääräinen puulajien esiintyvyyden yläraja alueella. Aluerajaus perustuu aiempina vuosina alueella tehtyihin kasvillisuuskartoituksiin ja niistä saatuun tietoon, mutta yksittäisiä puuyksilöitä, erityisesti katajaa, saattaa kasvaa korkeammallakin.

Kentällä tarkastettiin systemaattisesti jokaisen turvallisesti saavutettavissa olevan ruudun keskipiste. Muussa tapauksessa havainto otettiin niin läheltä ruudun keskipistettä kuin oli mahdollista. Jokaisesta keskipisteestä tallennettiin GPS-paikantimeen (Garmin GPSMAP 64) puiden läsnä- tai poissaolotieto ja läsnäolojen osalta myös puulaji. Keskipisteistä otettiin valokuva siten, että kuvaussuunta oli

kompassipohjoiseen, mikäli siinä suunnassa ei ollut jotain estettä, sillä tavoitteena oli kerätä kuvapankki alueen eri ympäristöistä. Keskipisteiden lisäksi GPS-paikantimella tallennettiin kaikki havainnot katajasta, raidasta, pihlajasta, haavasta ja männystä missä tahansa niitä tavattiin ja tunturikoivusta kaikki metsän ulkopuoliset havainnot. Nämä havainnot tehtiin liikkuesssa maastossa keskipisteiden välillä. Sijainnin lisäksi tunturikoivusta kerättiin korkeustietoa keskipisteissä kasvavista tunturikoivuista. Keskipisteestä 5 metrin säteellä kasvavista tunturikoivuista arvioitiin minimi, maksimi ja mediaani puut, joiden korkeus mitattiin mahdollisimman tarkasti. Jos tunturikoivuja kasvoi keskipisteessä kolme tai vähemmän mitattiin ne kaikki.

#### 4.3 Mallinnus

Näiden havaintoaineistoihin perustuvien levinneisyysmallien pohjalta tuotettiin levinneisyysennusteet nykyaikaan käyttäen tutkimusalueen ympäristötietoa (Pearson 2007). Lisäksi luotiin ennusteet tulevaisuuteen kolmelle eri ilmastoskenaariolle. Levinneisyyden lisäksi tutkittiin myös tunturikoivun korkeuden alueellista vaihtelua sekä muutosta eri ilmastomuutoskenaarioiden myötä. Mallinnuksen pääpiirteet, aineistot, vaiheet ja lopputuotteet on esitetty kuvassa 14 ja niiden tarkemmat kuvaukset ja perustelut ovat seuraavissa alakappaleissa. Tämän tutkimuksen mallit rakennettiin ekologisen teorian pohjalta, eli selittävät muuttujat valittiin kirjallisuuden pohjalta ja esitellään kappaleessa 4.3.2. Tavoitteena oli esittää tutkimuslajien potentiaalista levinneisyysaluetta eikä niiden todellista sijaintia, joten dispersaalia ja lajien välisiä suhteita ei oteta huomioon (Araújo & Peterson 2012).



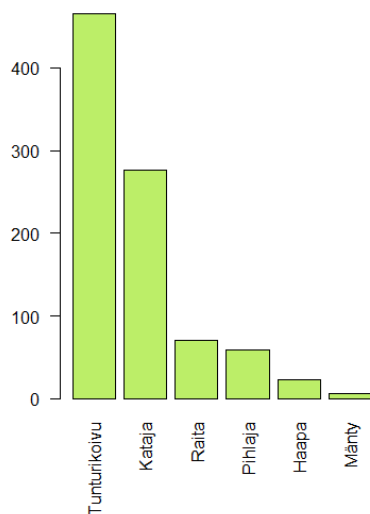
Kuva 14. Vuokaavio mallinnuksen vaiheista ja tuloksista. Vaaleanvihreällä on esitetty eri lähtöaineistot, joista koostettiin kaksi toisistaan eroavaa aineistoa: sijaintiaineisto, jossa on kaikille lajihavainnoille myös ympäristömuuttujien arvot ja tietoa missä tutkimuslajeja ei esiinny. Korkeusaineisto koostuu pelkästään tunturikoivun korkeushavainnoista, niiden sijainneista ja ympäristömuuttujien arvoista. Sijaintiaineistosta rakennettiin jokaiselle kuudelle lajille kaksi tilastollista mallia, joiden avulla saatiin levinneisyysennusteet nykyisyyteen ympäristörasterien päälle. Näiden mallien ja ilmastoskenaarioiden avulla saatiin todennäköisyysennusteet alueelle, jotka binarisoitiin ja niistä laskettiin pinta-alat eri skenaarioille. Korkeusaineistosta tehtiin kahdella eri menetelmällä tunturikoivun korkeutta selittävä malli, josta tehtiin ympäristörasterien avulla ennusteet tulevaisuuteen kokoalueelle, joista binaristen levinneisyyden ennusteiden avulla poistettiin ne alueet, joille tunturikoivua ei ennusteta leviävän. \*BioGeoClimate Modelling Labin keräämä kasvivuutuaaineisto. \*\*Tätä pro gradu työtä varten vuonna 2016 kerätty aineisto. \*\*\*Henri Riihimäen vuonna 2015 keräämä aineisto tunturikoivujen korkeuksista. \*\*\*\*BioGeoClimateModellingLabin ja erityisesti Pekka Niittysen tuottamat ympäristömuuttujia kuvaavat rasterit Rastigaisan alueelta.



#### 4.3.1 Aineistot

Työssä käytettävät aineistot ovat Rastigaisan alueelta BioGeoClimate Modelling Labin vuosina 2014–2016 keräämä kasviruutuaineisto, joka sisältää havaintotietoja kaikista alueen putkilokasvilajeista. Tästä aineistosta on eroteltu vain tutkimuslajit ja niiden kaikki läsnä- ja poissaolo havainnot. Toinen aineisto on nimenomaisesti tätä työtä varten kerätty aineisto tutkimuslajien sijainnista sekä tunturikoivun korkeudesta, jonka kerääminen esitettiin kappaleessa 4.2. Kolmas aineisto on Henri Riihimäen vuonna 2015 keräämä aineisto tunturikoivun sijainnista, korkeudesta sekä muista ominaisuuksista. Neljäs aineisto on BioGeoClimate Modelling Labin ja erityisesti Pekka Niittysen tuottama rasteriaineisto alueen ympäristömuuttujista. Näiden neljän aineiston avulla koottiin kaksi erillistä aineistoa; sijaintiaineisto ja korkeusaineisto, joiden pohjalta mallinnukset tehtiin.

Ensimmäinen aineisto eli sijaintiaineisto sisältää läsnäolotiedon tunturikoivusta, katajasta, raidasta, pihlajasta, haavasta ja männystä koko tutkimusalueella koostettuna tutkimusryhmän aineistosta, graduaineistosta ja koivun korkeusaineistosta. Kenttämenetelmistä johtuen tunturikoivumetsän sisältä ei ollut niin paljoa havaintoja, kuin siellä voisi maaston tuntemuksen ja ilmakuvien perusteella olettaa, joten aineisto oli siltä osin harhainen. Tämän korjaamiseksi tunturikoivikon ilmakuvista digitoidun metsänrajan sisään arvottiin satunnaisesti (menetelmä random sampling) 200 pistettä, joiden osuminen todellisen tunturikoivun päälle tarkistettiin ilmakuvista. Lopputulemana tunturikoivikon sisään tuli 159 uutta havaintoa, kun 41 arvotuista pisteistä osui muualle kuin tunturikoivun päälle. Tutkimusalueelta havaittiin selkeästi eniten tunturikoivua ja katajaa, kohtalaisesti raitaa ja pihlajaa ja vain yksittäisiä havaintoja haapaa ja mäntyä (kuva 15).



Kuva 15. Tutkimuslajien havaintojen määrä tutkimusaineistossa. Tunturikoivuhavaintoja on 466, katajahavaintoja 277, raitahavaintoja 70, pihlajahavaintoja 59, haapahavaintoja 23 ja mäntyhavaintoja 6. Puulajihavaintoja on yhteensä 901.

Sijaintiaineistoon laskettiin ympäristörastereiden avulla kullekin puulajin läsnä- ja poissaolohavainnolle ympäristömuuttujien arvot. Lopullisessa sijaintiaineistossa on yhteensä 1968 havaintopistettä, joista 901:ssä on havaittu yksi tai useampi puulaji. Puulajien läsnäolotieto on binaarinen muuttuja ja ympäristömuuttujat ovat jatkuvia tai luokkamuuttujia.

Toinen aineisto on korkeusaineisto, joka sisältää ainoastaan havaintoja tunturikoivun läsnäolosta sekä sen korkeudesta ja kunkin sijainnin ympäristömuuttujista. Aineistossa ei ole tietoa siitä, missä tunturikoivua ei ole havaittu. Aineisto koostettiin graduaineistosta sekä aiemmasta koivun korkeusaineistosta siten, että jokaiselta yhdeltä koealalta aineistoon valittiin alan mediaanipuu tai lähinnä mediaania oleva puu siten, että se kuvaa havaintojen laatua paremmin kuin keskiarvo ja on oikea maastomittaustulos. Näin toimittiin siksi, että eri koealoilta on huomattavan eri määriä havaintoja, vaihdellen yhdestä puusta lähes kahteenkymmeneen, jolloin kaikkien puiden korkeuksien käyttäminen aiheuttaisi mallinnusharhan, kun yhden koealan vaikutus olisi moninkertainen (ks. esim. Guisan et al. 2017).

#### 4.3.2 Ympäristömuuttujat

Ekologiseen teoriaan pohjautuvassa mallissa selittävät muuttujat valitaan sellaisista, joiden tiedetään vaikuttavan suoraan kasvien fysiologiaan mahdollisimman oikean mallinnustuloksen saavuttamiseksi (Guisan & Thuiller 2005, Pearson 2007, Araújo & Peterson 2012). Kasveille tärkeitä ympäristömuuttujia ovat esimerkiksi vesi, valon määrä ja lämpötila, joiden lisäksi ilmastomutosmallinnus vaatii sekä ilmastomuuttujia että ei-ilmastollisia muuttujia mallien tarkkuuden parantamiseksi (Guisan & Zimmermann 2000, Sormunen et al. 2011, Martin et al. 2017). Pohjoisen puuvartisen kasvilajien levinneisyystutkimuksissa on käytetty selittävinä muuttujina eri vudoen aikojen lämpötiloja, säteilyn määrää, maaperän kosteutta ja ravinteisuutta, kaltevuutta sekä maalajia (Sormunen et al. 2011, Mod & Luoto 2016). Tässä tutkimuksessa käytettäviksi ympäristömuuttujiksi valittiin kesän keskilämpötila, kesän keskimääräinen säteilyn määrä, rinteiden kaltevuus, maaperän kosteus mitattuna topografisella kosteusindeksillä (tästä eteenpäin TWI) ja maaperän luokka, joiden oletetaan olevan keskeisiä tutkimuslajien fundamentaalisille ekolokeroille (Pearson 2007).

Kesän keskisäteilyllä tarkoitetaan tässä tutkimuksessa kesä-, heinä- ja elokuun keskimääräistä kokonaissäteilynmäärää kilowattitunteina per neliömetri, joka on laskettu hyödyntäen korkeusmallia. Kesän keskisäteily on kaikista voimakkainta etelään ja lounaaseen avautuvilla rinteillä ja vastaavasti kaikista vähäisintä pohjoiseen ja koilliseen avautuvilla rinteillä (kuva 16). Eniten säteilyä, yli 400kWh/m<sup>2</sup>, saavat Rastigaisan ja Geidnogaisan eteläiset rinteet sekä alueen keskellä olevan Geidnojoen laakson pohjoisrinne. Kaikista vähiten säteilyä, jopa alle 200 kWh/m<sup>2</sup>, saavat

Geidnogaisan koillisrinne, jokilaaksojen etelärinteet sekä Bodusvarrin ylitysuoma. Paljakalla säteily on keskimääräistä ja jakautuu varsin tasaisesti pinnanmuotojen tasaisuuden vuoksi.

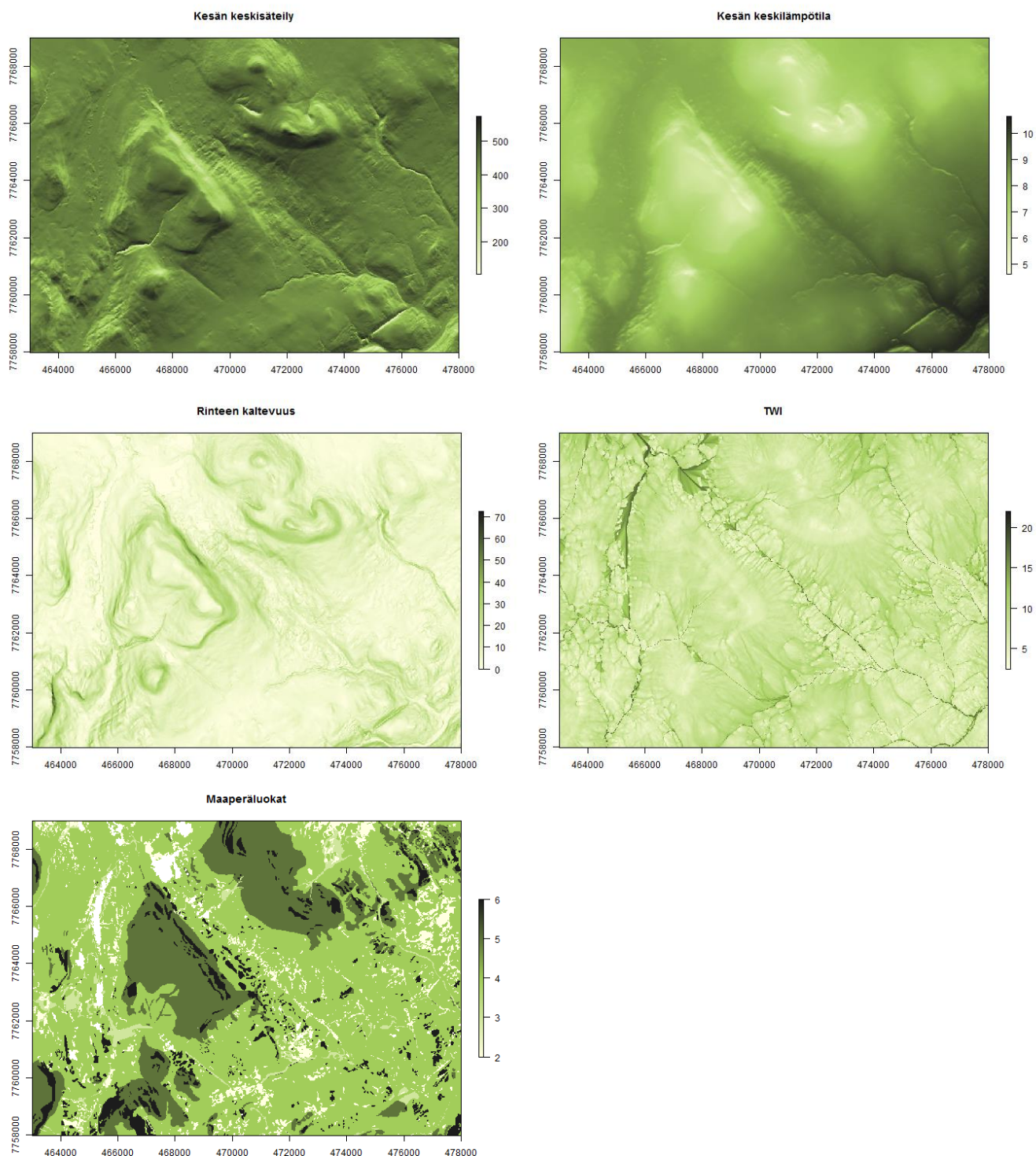
Kesän keskilämpötila on kolmen kesäkuukauden kesimääräinen lämpötila, joka on laskettu sääasemien ja korkeusmallin avulla. Kesän keskilämpötila vaihtelee alueella  $< 5\text{ °C} - < 10\text{ °C}$ . Lämpötilan vaihtelu korreloi voimakkaasti alueen korkeuden mukaan siten, että kaikista matalimmat alueet ovat kaikista lämpimimpiä ja korkeimmat kylmimpiä. Geidnojoen ja Levajoen laaksot ovat alueen lämpimimmät paikat, joissa kesälämpötila on kaikkialla yli  $9\text{ °C}$ . Myös Geidnojoen laakso on keskimääräistä lämpimämpi siten, että sen pohjoisrinne on hieman lämpimämpi kuin etelärinne, mikä korostuu erityisesti Rastigaisan ja Geidnogaisan välisessä laaksossa, jossa etelärinne on noin  $3\text{ °C}$  viileämpi kuin pohjoisrinne. Kaikista kylmimpiä alueita ovat Rastigaisan, Geidnogaisan ja Jorbbotin huiput, sekä erityisesti Geidnogaisan koillisrinne, jossa kesälämpötilat jäävät alle  $5\text{ °C}$  ja lumenviipymät ovat yleisiä.

Rinteen kaltevuus on laskettu korkeusmallista ja esitetty asteina kuvassa 16. Kaikista jyrkimpiä paikkoja tutkimusalueella ovat tuntureiden rinteet, erityisesti Rastigaisan ja Geidnogaisan välisen laakson seinämät. Muita erityisen jyrkkiä paikkoja ovat alueen itäreunan tuntureiden reunat, alueen eteläosan Levajoen laakso sekä koilliskulman Darjoen kanjoni. Tasaisinta on alueen eteläosan paljakalla Geidnoskaidilla sekä keskisen ja koillisen jokilaakson rajaamalla kosteikkoalueella Darjohskaidilla. Myöskin alueen luoteisosan järviolue Gurrojärven ja Geidnojärven tienoilla on hyvin tasainen.

TWI on laskettu korkeusmallista ja se kuvaa vaihtelua maaperän potentiaalisessa kosteudessa alueella, eikä siis perustu maastomittauksiin todellisista maaperän kosteuksista. Kartassa kaikista kosteimmiksi korostuneet alueet ovat käytännössä kaikki alueen vesistöjä; itäisellä reunalla ja pohjoisessa sijaitsevat järviolueet sekä alueen keskeltä virtaava Geidnojoki ja koilliskulman Darjoki. Näiden ympärillä TWI vaihtelee voimakkaasti alueellisesti ja sen suurimmat arvot muodostavat kuvion, joka vaikuttaa mukailevan todellista uomastoa. Kosteimmat ei-vesistöalueet ovat koilliskulmassa Gottetvarrin alueella, etelässä Geidnoskaidin alueella sekä luoteiskulmassa. Kaikista kuivimpia alueita ovat tuntureiden huiput.

Maaperämuuttujana käytettiin maalajin luokkaa, jotka on digitoitu tarkan resoluution satelliittikuvasta. Alueella yleisin maalaji on moreeni, jota on yli 60% prosenttia alueesta (kuva 16). Myös lohkarieppo on alueella yleinen, mutta sen esiintyminen keskittyy erityisesti Rastigaisan ja Geidnogaisan huipuille, sekä muille korkeammille kohdille tutkimusalueessa kuten Gottetvarrille. Alueen paljaat kalliot sijoittuvat enimmäkseen näiden lohkarieppojen yhteyteen, mutta pienempiä

kalliopaljastumia on ympäri aluetta. Jokisedementtejä on alueella melko vähän, enimmäkseen alueen itäreunan järviolueella sekä Rastigaisan pohjoispuolella ja Darjoen laaksossa. Turvetta alueella on kohtalaisen paljon, erityisesti koillisen jokilaakson pohjoispuolella on suuret kosteikkoalueet.



Kuva 16. Ympäristömuuttujat Rastigaisan alueella. Säteily, lämpötila, kaltevuus ja TWI ovat jatkuvia muuttujia ja maaperä on luokkamuuttuja. Maaperän luokkien osuudet tutkimusalueen pinta-alasta ovat vesi (luokka 0) 1,91 %, turve (2) 6 %, jokisedimentit (3) 2,52 %, moreeni (4) 63,82 %, kivikko (5) 19,9 % ja kallio (6) 5,84 %)

Tässä työssä käytettävistä selittävistä muuttujista mitkään eivät korreloi keskenään yli sallitun arvon (taulukko 1). Vähäistä korrelaatiota on havaittavissa maaperän ja muiden muuttujien välillä sekä kaltevuuden ja TWI:n välillä. Taulukossa 1 on esitetty myös korkeuden korrelaatiot ympäristömuuttujiin, vaikka se ei olekaan yksi selittävistä muuttujista, ja havaitaan että korkeudella ja lämpötilalla on voimakas negatiivinen korrelaatio.

*Taulukko 1. Ympäristömuuttujien ja multikollineaarisuuden tarkastelu Spearmanin korrelaatiokertoimella. Mitkään malleihin valituista selittävistä muuttujista eivät korreloi keskenään yli 0,7 mitä pidetään rajana muuttujien itsenäiselle käyttäytymiselle. \*\*\* tilastollisesti erittäin merkitsevä <0,001, \*\* hyvin merkitsevä <0,01, \* merkitsevä <0,05.*

	Korkeus m mpy	Säteily	Kaltevuus	Maaperä	Lämpötila	TWI
Korkeus m mpy	-	0.06	0.00	0.43	-0.97	-0.03
Säteily	**	-	0.16	-0.00	0.05	-0.07
Kaltevuus	0.88	***	-	0.32	-0.05	-0.52
Maaperä	***	**	***	-	-0.43	-0.30
Lämpötila	***	*	*	***	-	0.04
TWI	0.21	***	***	***	0.08	-

#### 4.3.3 Mallinnusmenetelmät

Tutkimuksessa selvitetään lajien potentiaalista levinneisyysaluetta suhteessa esiintymisalueensa ilmastoon ja ympäristömuuttujiin monimuuttujamallien avulla korreloimalla lajien nykyinen levinneisyys valittuihin ympäristömuuttujiin (Luoto et al. 2005, Pearson 2007, Guisan et al. 2017). Mallinnuksen todenmukaisuuden tarkastelun mahdollistamiseksi tässä tutkimuksessa käytetään kahta eri mallinnusmenetelmää (Marmion et al. 2009). Työn mallinnusmenetelmiksi valittiin regressioon perustuva GAM ja koneoppimiseen perustuva luokittelupuumenetelmä GBM, joita on käytetty myös aiemmissa lajilevinneisyystutkimuksissa (Sormunen et al. 2011, Mod & Luoto 2016). Kahta toisistaan eroavaa menetelmää käyttämällä voidaan vähentää riippuvuutta yhdestä mallista ja siten parantaa mallinnuksen tarkkuutta. Molemmista malleissa käytettiin samoja ympäristömuuttujia sekä samoja evaluointimenetelmiä niiden vertailtavuuden säilyttämiseksi. Molemmat menetelmät soveltuvat binaaristen aineistojen käsittelyyn ja ovat käytettävissä myös pienen otoskoon aineistolla.

Aineiston analysointiin ja mallinnukseen käytettiin R-ohjelmistoa ja sen paketteja mgcv (Wood 2019), gbm (Greenwell et al. 2019), dismo (Hijmans et al. 2017), rgdal (Bivand et al. 2019), raster (Hijmans et al. 2019), PresenceAbsence (Freeman 2012) ja caTools (Tuszynski 2014). Kuvat tehtiin ohjelmistoilla R, CorelDraw ja ProCreate.

GAM:n haasteena on potentiaalinen ylisovittuvuus (Luoto et al. 2005, Guisan et al. 2017), joten vapausasteita käytettiin 3, jolloin kompleksisten vasteiden havaitseminen on mahdollista, mutta malli

ei ylisovitu. GBM:ssä kalibrointiaineiston tulisi sisältää noin 50–70% kokoaineisosta (Guisan et al. 2017), joten tässä työssä käytettiin 70%. Mallinnuksessa selitettiin tutkittavan muuttujan vaihtelua selittävien ympäristömuuttujien avulla seuraavasti:

Lajin esiintyminen  $\sim$  Säteily + Lämpötila + Kaltevuus + TWI + Maaperä

Tunturikoivun korkeus senttimetreinä  $\sim$  Säteily + Lämpötila + Kaltevuus + TWI + Maaperä

Samaa kaavaa käytettiin myös GBM:ssä, tosin sen omilla parametreilla siten että tyyppinä oli bernoulli, jaottelu oli 70% kalibrointiin ja 30% evaluointiin, oppimisnopeus 0,001, puun kompleksisuus maksimissaan 6 ja ensimmäisessä vaiheessa sovittiin 50 puuta ja sen jälkeen 5 puuta jokaisella kierroksella. GBM-menetelmän luonteesta johtuen, varsinkin käytettäessä pakettia dismo, puiden määrä vaihtelee eri mallien mukaan siten, että eniten havaintoja sisältävillä lajeilla on eniten luokittelupuita.

Sovittamalla tehty malli ympäristöaineistorastereiden päälle saatiin levinneisyyden todennäköisyysennusteet nykyisyyteen. Nämä ennusteet binarisoitiin käyttämällä menetelmää, joka maksimoi mallin sensitiivisyyden ja spesifisyyden ja laskee siten kynnysarvon, jota suuremmat arvot saavat arvon 1 ja sen alittavat saavat arvon 0. Binarisoinnilla saatiin selville potentiaalisten levinneisyysalueiden muutos. Binarisoiduille ennusteilla poistettiin tunturikoivun korkeusmalleista ne alueet, joille tunturikoivun ei ennustettu leviävän, jotta saatiin ennuste tunturikoivun korkeudesta sen potentiaalisilla levinneisyysalueilla.

#### 4.3.4 Ilmastomuutoskenaariot

Ilmastoskenaariot perustuvat IPCC:n RCP ennusteisiin keskimääräisestä lämpötilanmuutoksesta (Kirtman et al. 2013). Kilpisjärvellä tehdyssä pensastumisen tutkimuksessa tutkittiin kahta eri vuotta, 2050 ja 2070 ilmastoskenaariolla RCP4.5 (Mod & Luoto 2016). Tässä työssä tutkitaan yhtä ilmastojaksoa 2040–2069 kolmella eri skenaariolla, koska mikä tahansa niistä on toistaiseksi mahdollinen. Pensastuminen on nopea ilmiö (Sturm et al. 2001, Myers-Smith et al. 2011), joten on kiinnostavaa tutkia miten potentiaaliset levinneisyysalueet voivat muuttua lyhyellä aikavälillä.

Alueelliset lämpötilan muutokset perustuvat Juha Aallon laskemille arktisen alueen ilmastomuutoskenaarioille, joiden myötä koko tutkimusalueelle saatiin yksi lämpötilan muutosarvo jokaista kesäkuukautta kohden. Näistä muutosarvoista laskettiin kesäkuukausien keskiarvo, joka laskettiin nykyisen kesän keskilämpötila rasterin päälle, jolloin saatiin uudet eri ilmastoskenaarioita kuvaavat rasterit. Näistä RCP2.6 on 1,8 °C, RCP4.5 2,24 °C ja RCP8.5 2,95 °C nykyistä lämpimämpi, kun lämpötilan paikallisen vaihtelun oletetaan pysyvän samana kuin nykyisin.

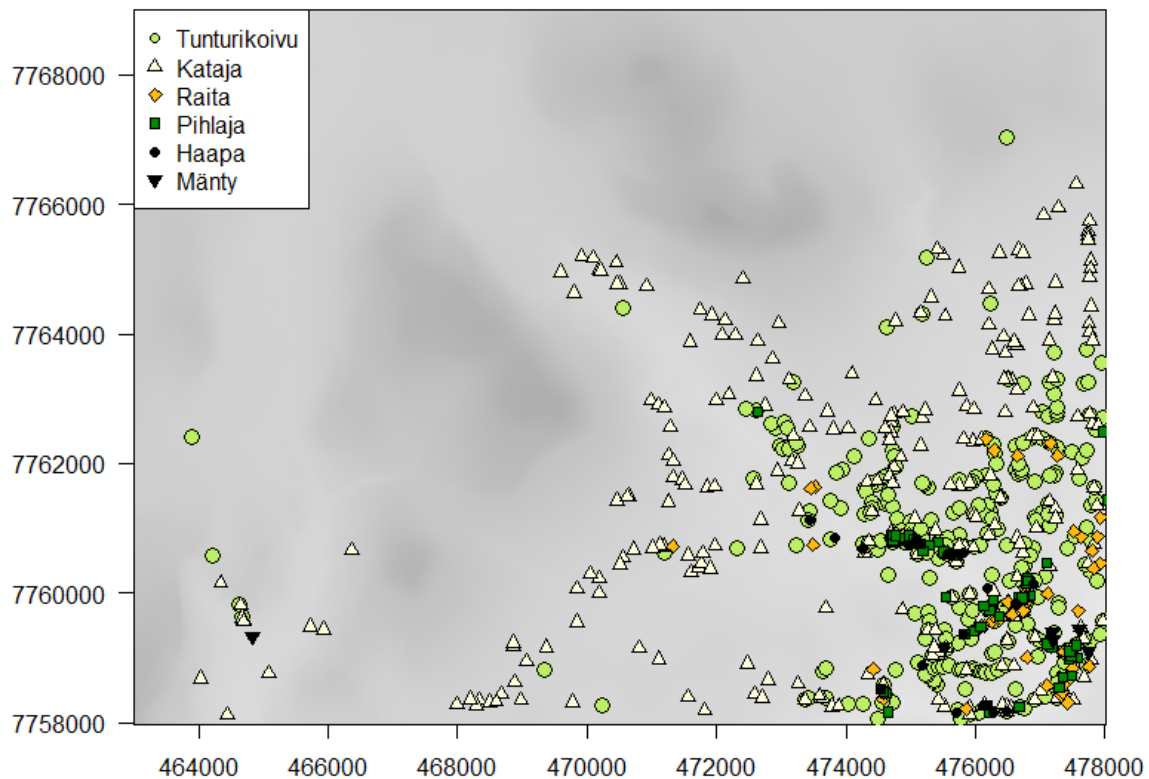
#### 4.3.5 Evaluointimenetelmät

Ilmastomuutosmallinnuksessa olisi tärkeää käyttää erillisiä opetus ja evaluointiaineistoja, mutta pienen aineiston takia se ei tässä tutkimuksessa ollut mahdollista, joten mallien evaluoinnissa samaa aineistoa on pilkottu useisiin eri kalibrointi- ja evaluointiaineistoihin (Naimi & Araújo 2016). SDM:ssä erittäin yleinen evaluointimenetelmä on tarkastella AUC-arvoa (Area Under Curve), joka kertoo mallin kyvystä erotella havaitut ja ennustetut läsnä- ja poissaolot (Araújo & Luoto 2007, Sormunen et al. 2011, Mod & Luoto 2016). Mallin kykyä selittää ilmiötä valituilla ympäristömuuttujilla voidaan tarkastella selitysasteen, eli selitetyn vaihtelun ( $D^2$ ) avulla (Sormunen et al. 2011).

Evaluointimenetelminä käytettiin GAM ja GBM levinneisyysmalleille AUC-arvoa sekä mallien välistä korrelaatiota 50 ristiinvalidointikierröksellä. Ristiinvalidoinnissa käytettiin jakoa 70% opetusaineistoa ja 30% validointiaineistoa. GAM ja GBM korkeusmalleille tehtiin vain mallien väliset korrelaatiot, sillä AUC-arvo ei sovi jatkuvalla muuttujalla. Kaikille malleille laskettiin myös selitysaste ja GBM malleissa lisäksi ympäristömuuttujien suhteelliset vaikuttavuudet.

## 5. Tulokset

Puulajien esiintyminen tutkimusalueella vaihtelee merkittävästi lajeittain (kuva 17). Laajin havaintoalue on katajalla ulottuen paljakalle ja toiseksi laajin tunturikoivulla, joskin tunturikoivun havaintoja on määrällisesti enemmän. Raitaa ja pihlajaa havaittiin lähinnä kosteista jokilaaksoista. Haapaa havaittiin enimmäkseen etelään avautuvilta paisterinteiltä. Vähiten havaintoja on männystä, jonka havainnot keskittyivät tutkimusalueen eteläosiin.

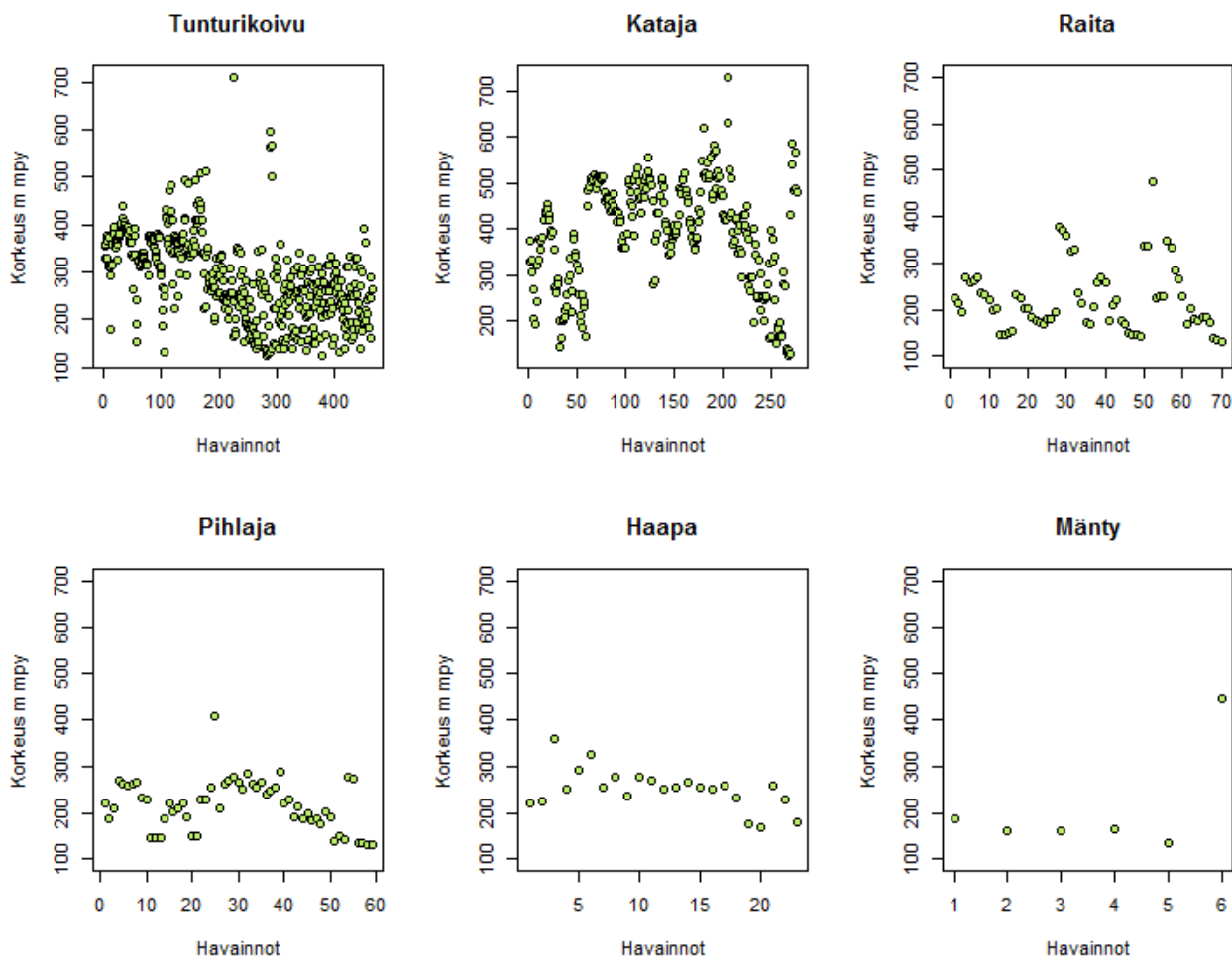


Kuva 17. Puulajien havainnot tutkimusalueella.

Lajien välillä oli huomattavia eroja siinä, millaisissa ympäristöoloissa niitä havaittiin. Kataja esiintyi keskimääräisesti muita lajeja korkeammalla ja erityisesti pihlaja, haapa ja mänty esiintyivät alavimmilla alueilla mediaanin jäädessä alle 300 m mpy (kuva 18). Säteilyn suhteen kaikki lajit viihtyivät enimmäkseen melko suuren säteilyn alueilla ja pienimmät arvot olivat tunturikoivulla ja pihlajalla (liite 2). Haapaa esiintyi selkeästi vain korkean säteilyn alueilla. Lämpötilan suhteen tutkimuslajien mediaaniarvot ovat noin 10 °C, paitsi katajalla, jolla lämpötilan mediaaniarvo on huomattavasti muita alhaisempi 7,65 °C (liite 3). Rinteen kaltevuuden suhteen kaikilla lajeilla on todella suuri hajonta eikä selkeitä trendejä ole nähtävissä (liite 4). Maaperän kosteuden (TWI), suhteen kaikki lajit viihtyvät kuivahkossa ympäristössä, joskin tunturikoivulla, raidalla ja pihlajalla

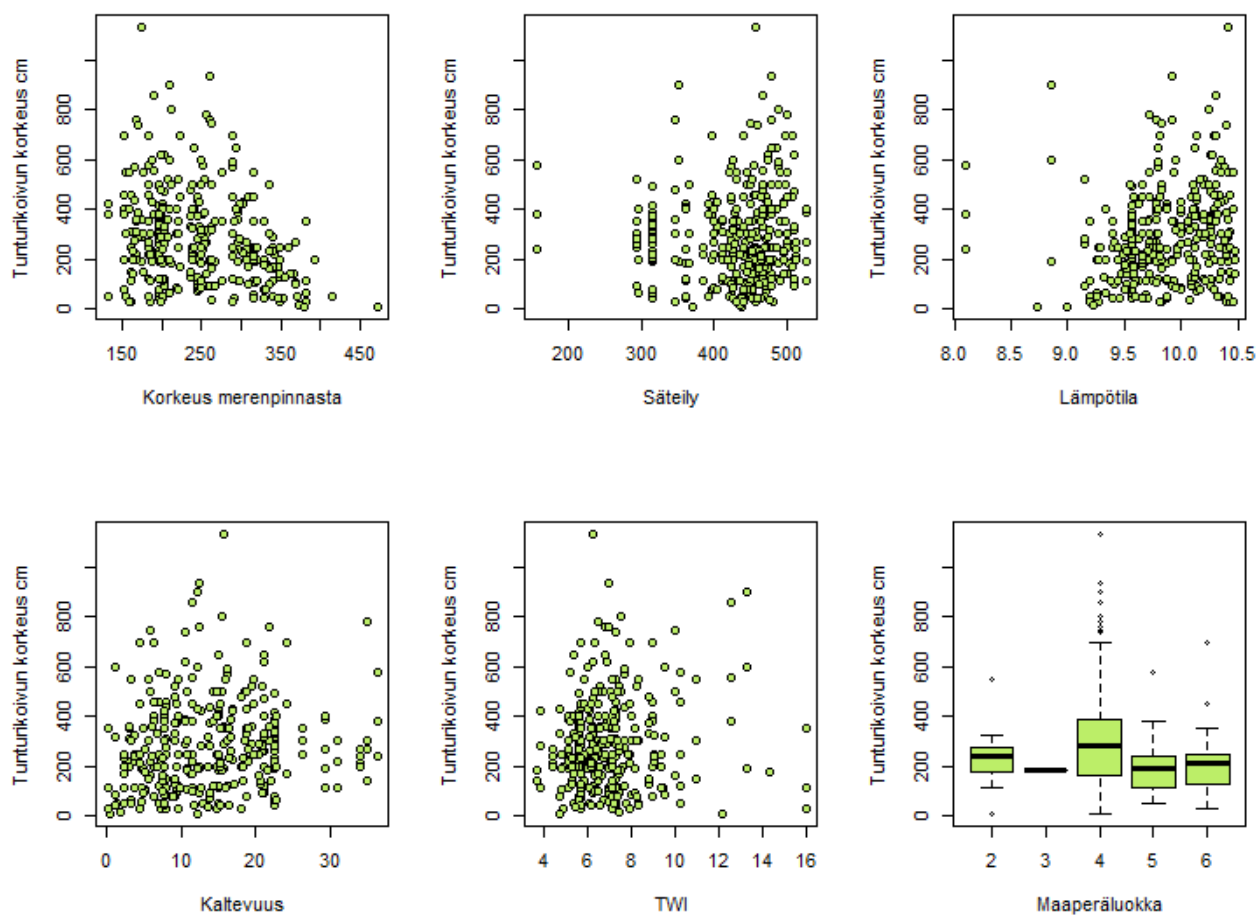


on myös hyvinkin kosteissa oloissa kasvavia yksilöitä (liite 5). Yleisin maaperäluokkahavainto on kaikilla lajeilla moreeni, joka on alueen yleisin maalaji (liite 6).



Kuva 18. Tutkimuslajien havaintojen jakautuminen suhteessa havaintojen korkeuksiin merenpinnan tasosta. Tunturikoivun vaihteluväli 122,2–710,6m on ja mediaani 281,4, katajan 124,7–729,3 ja mediaani 410,4, raidan 132,8–476,8 ja mediaani 205,4, pihlajan 132,8–409,2 ja mediaani 220,5, haavan 169,1–358,9 ja mediaani 254,3, männyn 135,6–446,5 ja mediaani 163,9.

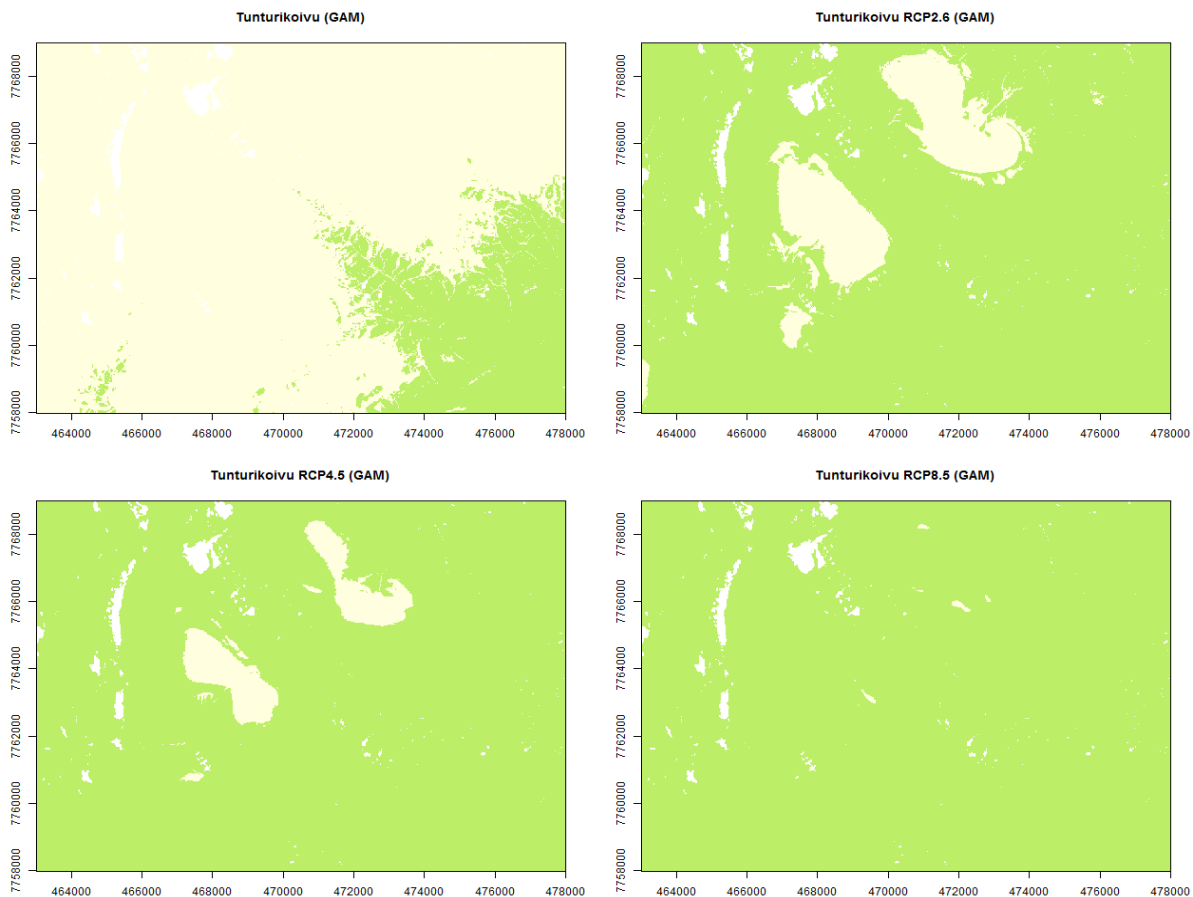
Tunturikoivun korkeus vaihteli tutkimusalueella muutamista sentteistä jopa yli kymmeneen metriin, joskin lähes kaikki aineiston tunturikoivut olivat alle 5 metrisiä (liite 7). Korkeimmat tunturikoivut sijaitsivat alavimmilla alueilla ja lyhyimmät korkeimmalla siten, että tunturikoivun korkeus vähenee korkeuden merenpinnasta kasvaessa (kuva 19). Tunturikoivun korkeimmat yksilöt ovat suurimman säteilyn alueella. Lämpötilaltaan tunturikoivut ovat korkeampia lämpimämmässä kuin viileämmässä, joskin suurin osa havainnoista sijoittuu 9–10,5 °C välille. Kaltevuuden suhteen ei ole havaittavissa selkeitä kuvioita. TWI:n suhteen suurin osa tunturikoivuista kasvaa kuivahkolla alueella eikä ole havaittavissa, että kosteus erityisesti lisäisi tunturikoivun korkeutta. Maaperäluokista pisimmät tunturikoivut kasvavat moreenilla, mutta siltä on myös eniten havaintoja.



Kuva 19. Tunturikoivun korkeuksien jakautuminen suhteessa ympäristömuuttujiin. Korkeuden vaihteluväli on 131,9–470,9 m mpy ja mediaani 236 m mpy. Säteilyn vaihteluväli on 154,9–526,6 kwh/m<sup>2</sup> ja mediaani 444 kwh/m<sup>2</sup>. Lämpötilan vaihteluväli on 8,09–10,47 °C ja mediaani 9,8 °C. Kaltevuuden vaihteluväli on 0,1–36,36 asteessa ja mediaani 14,85. TWI:n vaihteluväli on 3,62–16,0 ja mediaani 6,47. Maaperäluokista moreenilla (4) kasvavat korkeimmat koivut ja kivikossa matalimmat.

## 5.1 Tunturikoivun levinneisyys- ja korkeusennusteet

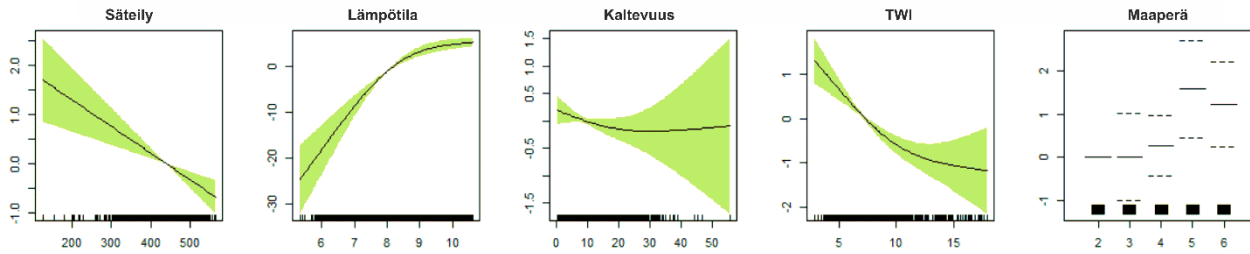
Tunturikoivun nykyinen binaarinen levinneisyysennuste GAM-mallilla on yhtenevä tunturikoivun alkuperäisten havaintojen kanssa (kuvat 17, 20). Tunturikoivun potentiaalinen levinneisyysalue kasvaa huomattavasti ilmaston lämmetessä siten, että nykyiseen eroa on vähintään 70 %. Pienimmän ja suurimman lämpenemisen välillä on noin 10 % eroa potentiaalisessa pinta-alassa ja ilmastoskenaariolla RCP8.5 tunturikoivua voisi esiintyä kaikkialla paitsi vesistöissä ja aivan tuntureiden huipuilla. Tarkasteltaessa todennäköisyysennustetta (liite 8) havaitaan, että tunturikoivun levinneisyysennusteessa on alueellisia eroja siten, että esiintyminen on todennäköisintä alavimmilla alueilla ja purojen läheisyydessä.



Kuva 20. Tunturikoivun binaarinen levinneisyysennuste nykyisyydelle sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla GAM-menetelmällä. Nykyinen tunturikoivun ennuste kattaa 17,3 % alueesta, RCP2.6 87.54 %, RCP4.5 93,53 % ja RCP8.5 97.96 %.

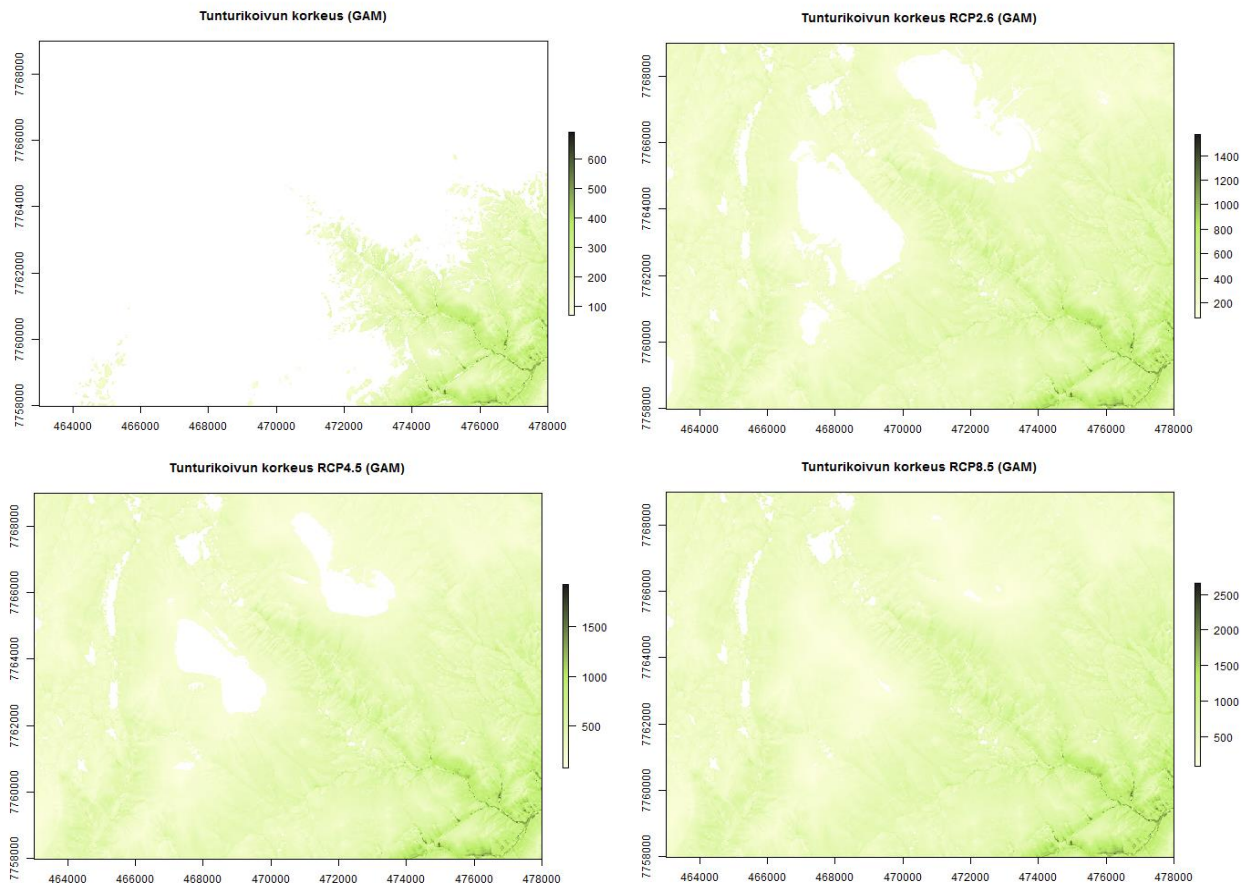
Kesän keskisäteilyn määrä vaikuttaa GAM-mallissa tunturikoivun levinneisyyteen negatiivisesti, lämpötilan nousu taas lisää tunturikoivun todennäköisyyttä esiintyä (kuva 21). Rinteen jyrkkyys ei juurikaan vaikuta koivun esiintymiseen. Maaperän kosteuden suhteen tunturikoivu esiintyy

todennäköisemmin hieman kuivemmassa kuin todella kosteassa. Maaperän laadun osalta turvemaat ja jokisedimentit eivät vaikuta koivun esiintymiseen, kun taas moreenilla, kivellä ja kalliolla on positiivinen vaikutus tunturikoivun esiintymisen todennäköisyyteen.



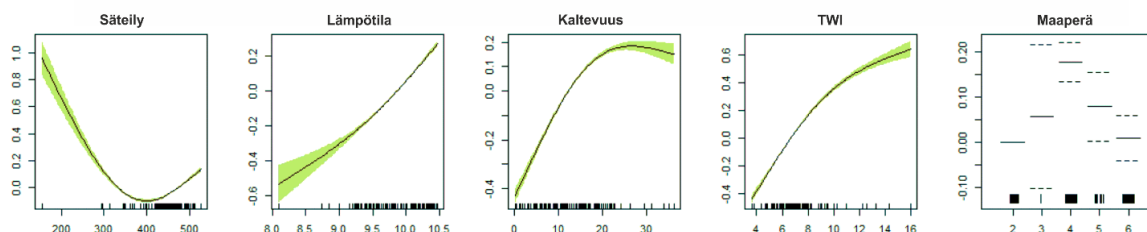
Kuva 21. Ympäristömuuttujien vaikutus tunturikoivuun GAM-mallissa. Merkitseviä olivat säteily, lämpötila, TWI ja maaperäluokka. Mallin selitysaste oli 36 %.

Tunturikoivun korkeus vaihtelee GAM-menetelmällä kaikissa ennusteissa samalla tavoin: korkeimmat puut kasvavat matalissa jokilaaksoissa (kuva 22). Malli ennustaa tunturikoivun maksimikorkeudeksi nykytilanteessa n. 6 metriä, RCP2.6 n. 14 metriä, RCP4.5 noin 15 metriä ja RCP8.5 noin 25 metriä.



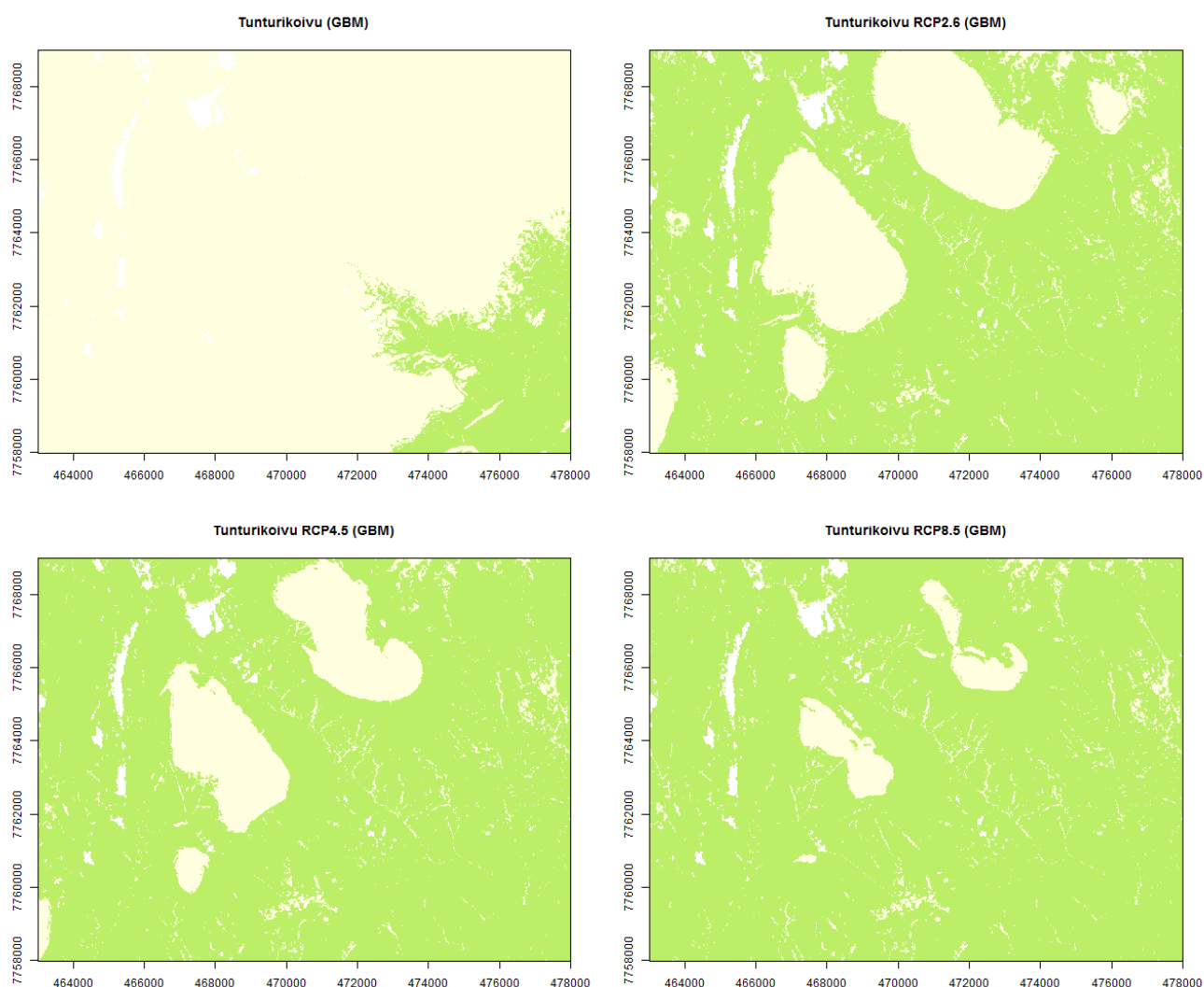
Kuva 22. Ennuste tunturikoivun korkeudesta GAM-menetelmällä nykyisyydelle sekä ilmastojaaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastomuutoskenaariolla. Korkeuden mittayksikkönä senttimetri.

Säteily vaikuttaa GAM-menetelmällä tehdyssä mallissa tunturikoivun korkeuteen siten, että keskimääräisen säteilyn alueella ovat matalimmat tunturikoivut (kuva 23). Lämpötilan vastekäyrä on lähes lineaarisesti kasvava eikä se saturoidu, eli tässä mallissa korkeus kasvaa lämpötilan mukana. Keskimääräisesti korkeampia puita mallin mukaan olisi rinteissä, mutta ei tasaisella eikä kaikista jyrkimmissä paikoista. Maaperän kosteus vaikuttaa siten, että kosteammassa kasvaa korkeampia puita. Maalajeista moreeni on kaikista suotuisin koivun korkeuden kasvuille.



Kuva 23. Muuttujien vastekäyrät tunturikoivun korkeutta ennustavassa GAM-mallissa. Mallin selitysaste on 14,6 % ja kaikki muuttujat ovat tilastollisesti merkitseviä.

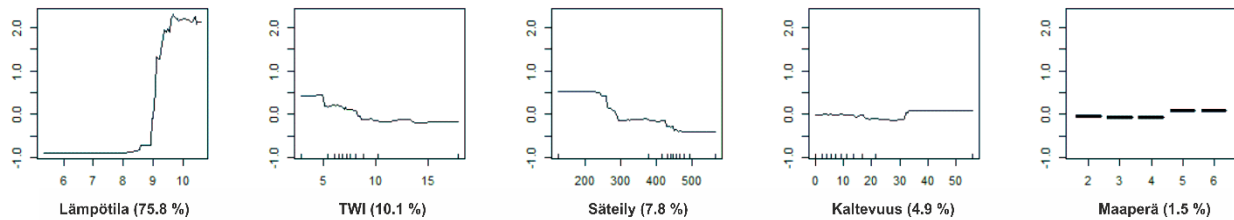
Tunturikoivun levinneisyysennuste GBM-menetelmällä on varsin yhteensopiva havaintojen kanssa, joskin binarisoitu ennuste ei tunnista Gurrojoen laaksoa, josta on havainto tunturikoivusta (kuva 17, 24). Ilmaston lämmitessä tunturikoivun potentiaalinen levinneisyysalue kasvaa huomattavasti 11,58 %:sta jopa 91,13 % kaikista lämpimimmässä ilmastoskenaariossa. Tunturikoivua ei ennusteta havaittavan tuntureiden huipuilla, jotka ovat kaikista kylmimpiä ja kuivimpia. Lisäksi tunturikoivua ei ennusteta ollenkaan alueille, joissa maaperä on turvetta. Todennäköisyysennusteessa (liite 9) nämä erot käyvät selville vielä paremmin siten, että tunturikoivua on todennäköisimmin alavilla lämpimillä alueilla, joissa maaperän kosteus on suuri.



Kuva 24. Tunturikoivun binarisoitu levinneisyysennuste nykyisyydelle sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla GBM-menetelmällä. Nykyinen tunturikoivun ennuste kattaa 11,58 % alueesta, RCP2.6 76,27 %, RCP4.5 83,93 % ja RCP8.5 91,13 %.

GBM-mallin sisäisessä vertailussa tärkein vastemuuttuja oli lämpötila, jonka mukaan tunturikoivua esiintyy todennäköisimmin lämpimissä paikoissa, n. 10 °C tienoilla (kuva 25). Maaperän kosteus

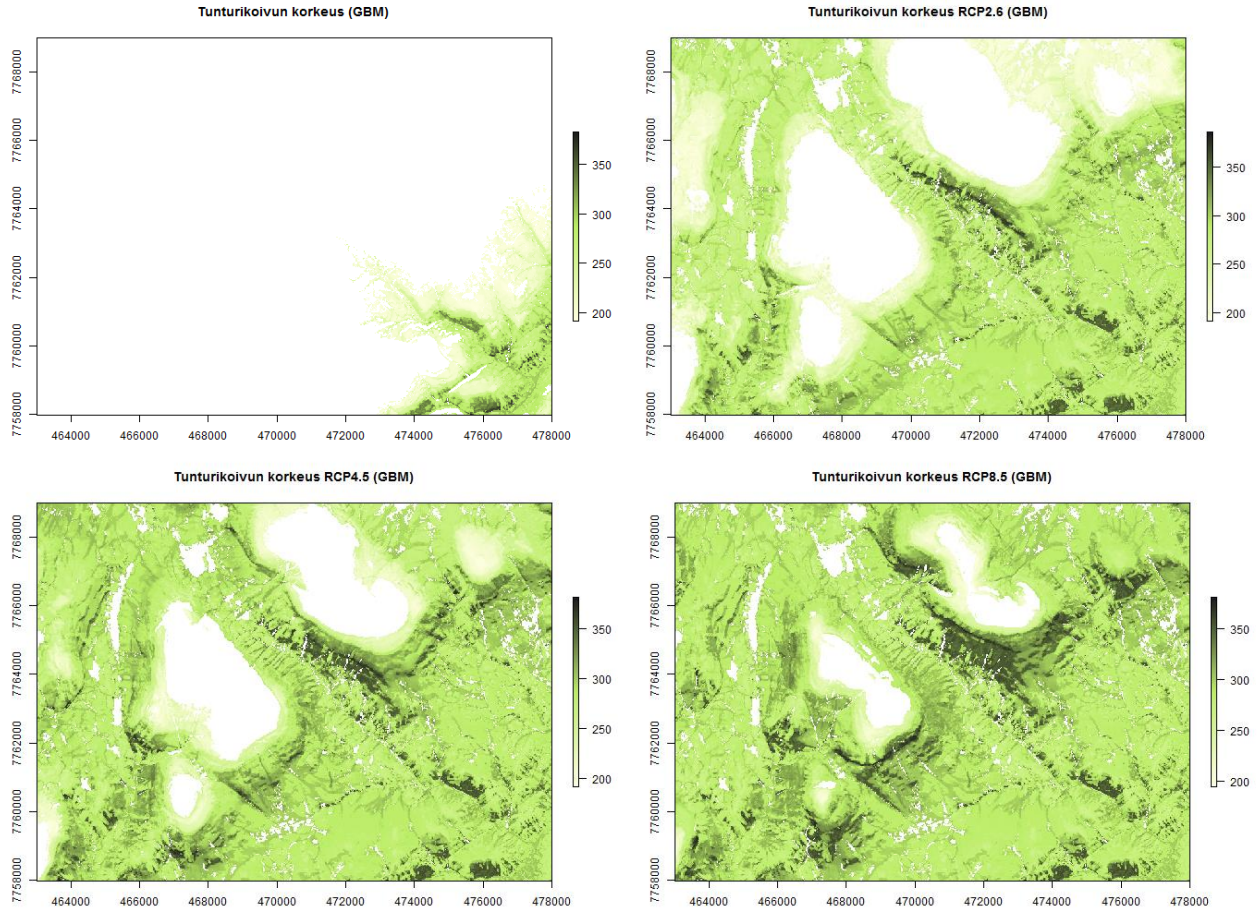
vaikuttaa siten, että tunturikoivu viihtyy paremmin hieman kuivemmassa ja säteily siten, että tunturikoivu viihtyisi paremmin vähäisemmän säteilyn alueilla. Kaltevuus ja maaperä eivät juurikaan vaikuta tunturikoivun esiintymiseen GBM-mallissa.



Kuva 25. Vasteet tunturikoivun esiintymisen GBM-mallissa. Mallin selitysaste on 38,7 %.

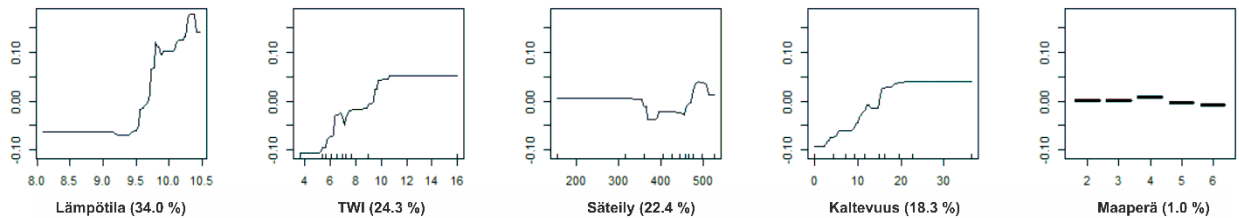
GBM-mallin ennusteessa tunturikoivun korkeus nykyisellä ilmastolla vaihtelee noin 2 metristä noin 4 metriin siten, että korkeimmat tunturikoivut olisivat etelään avautuvilla rinteillä alavilla alueilla (kuva 26). Ilmastomuutoskenaarioissa nämä samat rinteet pysyvät korkeimpien tunturikoivujen esiintymisalueina, minkä lisäksi muut vastaavat rinteet korostuvat. GBM-malli ei ennusta muutoksia tunturikoivujen korkeusvaihtelussa, vaan siinä missä erikorkuisia tunturikoivuja voisi kasvaa.





Kuva 26. Ennuste tunturikoivun korkeudesta GBM-menetelmällä nykyisyydelle sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastomuutoskenaariolla. Korkeuden mittayksikkönä senttimetri.

Tunturikoivun korkeuteen GBM-mallissa vaikuttaa eniten lämpötila, minkä lisäksi maaperän kosteus, säteily ja kaltevuus vaikuttavat lähes yhtä paljon, kun taas maaperä ei juurikaan vaikuta (kuva 27). Tunturikoivun korkeuden vaste kasvaa n. 9,5 °C jälkeen ja saturoituu n. 10,5 °C. TWI saturoituu noin 10 ja kaltevuus noin 20 asteessa. Säteilyn vaikutus on lähes yhtä suuri kuin muidenkin vastemuuttujien, mutta sen vastekäyrä on varsin suora.

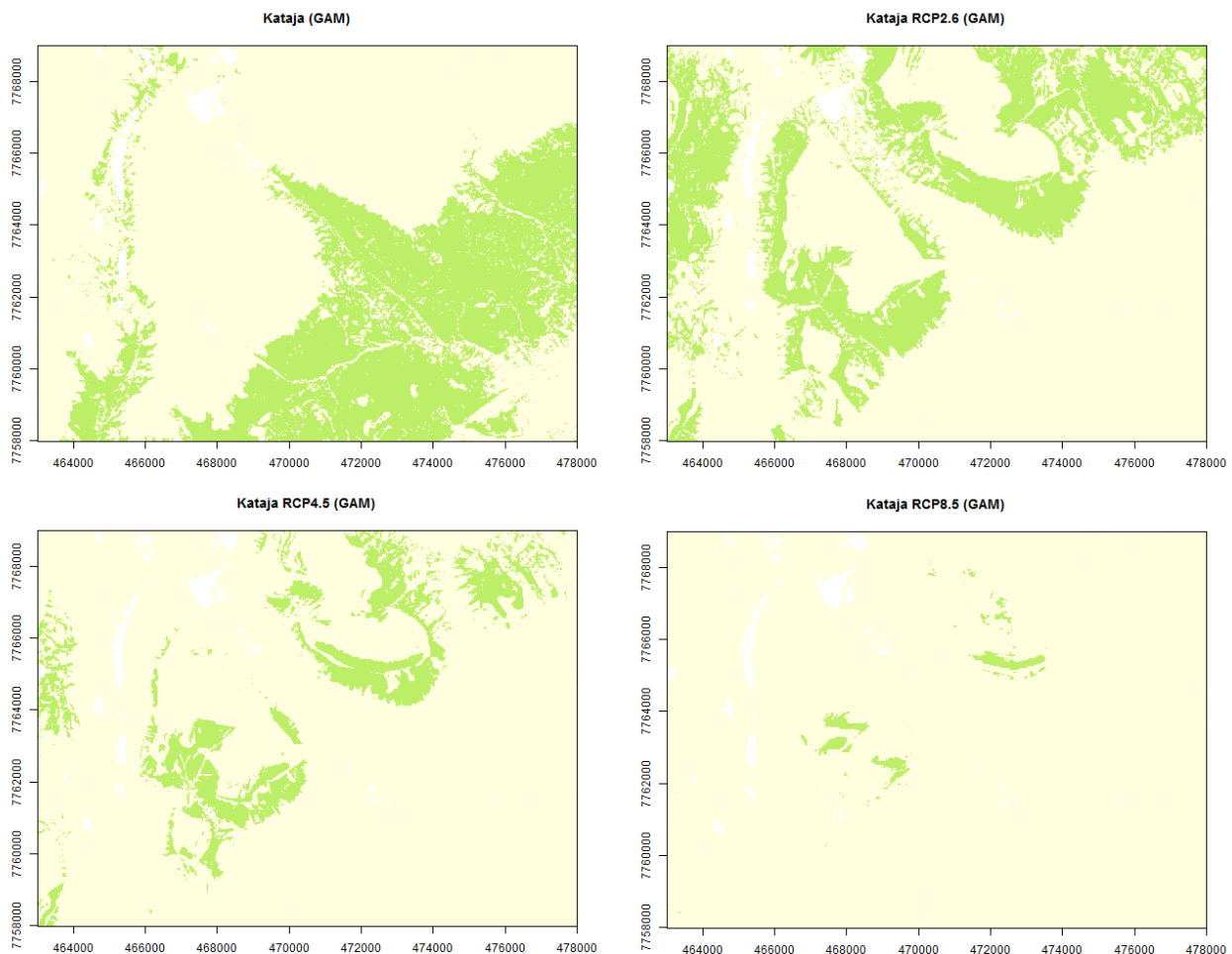


Kuva 27. Vasteet tunturikoivun esiintymiselle GBM-mallissa. Mallin selityssaste on 17,4 %.



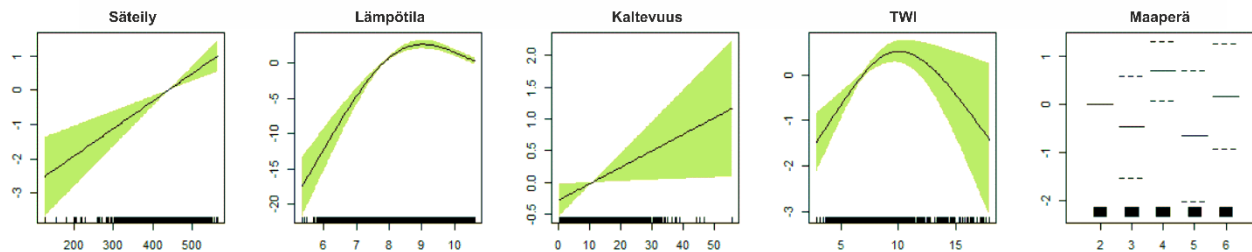
## 5.2 Katajan levinneisyysennusteet

Katajaa kasvaa GAM-mallin levinneisyysennusteen perusteella nykyisin varsin laajalla alueella, joka kattaa erityisesti alueen keskikorkeudella olevaa paljakkaa (kuva 28). Mataliin jokilaaksoihin malli ei binaarisena ennusta katajaa, ja niillä katajan esiintymisen todennäköisyys on yhtä suuri kuin tuntureilla (liite 10). Ilmastoskenaarioissa katajan potentiaalinen levinneisyysalue pienenee verrattuna nykyiseen levinneisyysennusteeseen. RCP2.6 verrattaessa pinta-alan pieneminen on maltillista, mutta samalla tapahtuu muutos potentiaalisen levinneisyysalueen sijainnissa siten, että lähes mitkään nykyisen ennusteen sijainnit eivät olisi katajalle suotuisia. Lämpimämmissä ilmastoskenaarioissa katajan levinneisyysennuste pienenee radikaalisti ja varsinkin RCP8.5 katajan potentiaalinen levinneisyys on todella pieni ja sijaitsee tuntureiden huipulla.



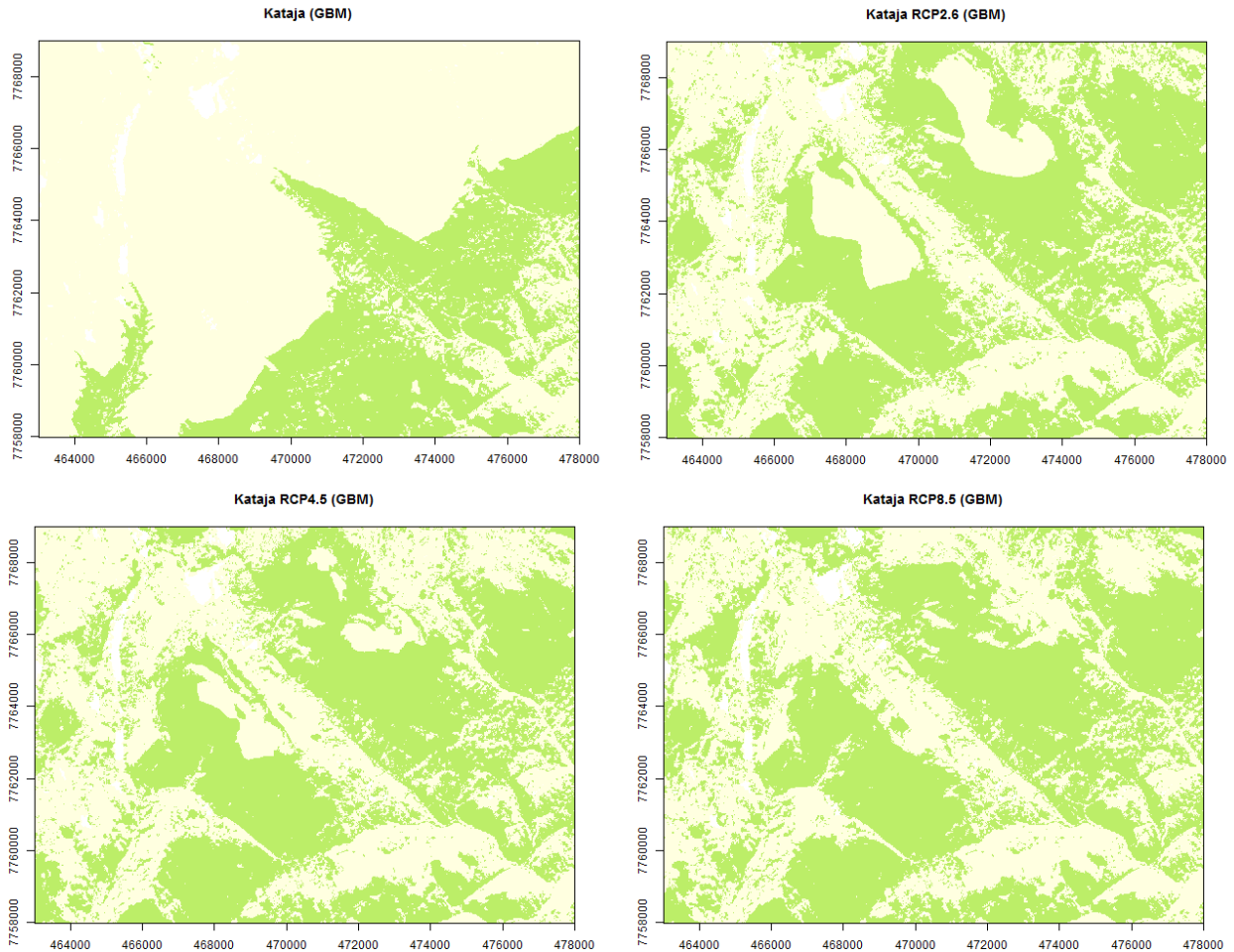
Kuva 28. Katajan binarisoitu levinneisyysennuste nykyisyydelle sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla GAM-menetelmällä. Nykyinen katajan ennuste kattaa 30,82 % alueesta, RCP2.6 24,847 %, RCP4.5 10,55 % ja RCP8.5 1,04 %.

GAM-mallissa säteilyn lisääntyminen lisää katajan esiintymisen todennäköisyyttä samoin kuin rinteiden kaltevuus (kuva 39). Lämpötilan vaste katajan esiintymiseen on unimodaali, jonka optimi on noin 9 °C. Myös kosteuden suhteen vaste on unimodaali, siten että kataja ei viihdy erityisen kosteassa mutta ei kuivassakaan. Jokisedimentit ja lohkareikko vähentävät katajan esiintymisen todennäköisyyttä, moreeni lisää ja turve ja kallio eivät juuri vaikuta.



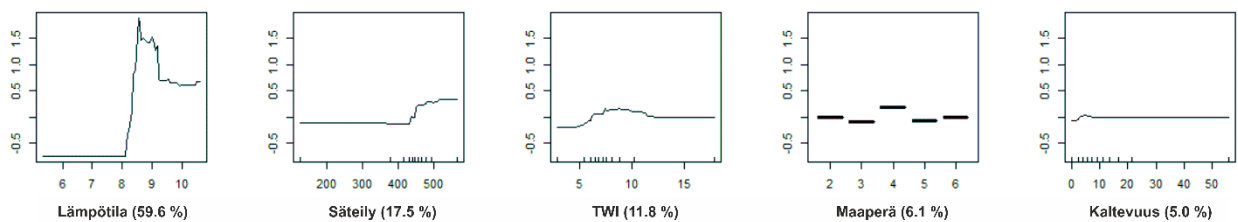
Kuva 29. Vasteet katajan esiintymiselle GAM-Mallissa. Kaikki muuttujat ovat merkitseviä ja mallin selitysaste on 20,8 %.

Katajan nykyinen levinneisyysennuste GBM-mallilla vaikuttaa varsin samalta kuin sen havainnot (kuva 17, 30) ja esiintyminen on kaikista todennäköisintä rinteillä (liite 11). GBM-mallin levinneisyysennusteet katajalle eri ilmastoskenaarioilla esittävät, että katajan potentiaalinen levinneisyysalue kasvaa ilmaston lämmetessä, mutta alueet siirtyvät korkeammalle ja pohjoisemmaksi kuin nykyisessä ennusteessa. Verratessa katajan binaarista ennustetta ja todennäköisyyksiä huomataan, että alavat alueet, jotka todennäköisyyksissä näyttävät kohtalaisen tasasävyisiltä, esiintyvät binarisoidussa ennusteessa huomattavasti sekalaisempana, eli paikallinen vaihtelu on suurta.



Kuva 30. Katajan binarisoitu levinneisyysennuste nykyisyydelle sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla GBM-menetelmällä. Nykyinen katajan ennuste kattaa 27,85 % alueesta, RCP2.6 50,397 %, RCP4.5 50,9 % ja RCP8.5 53,71 %.

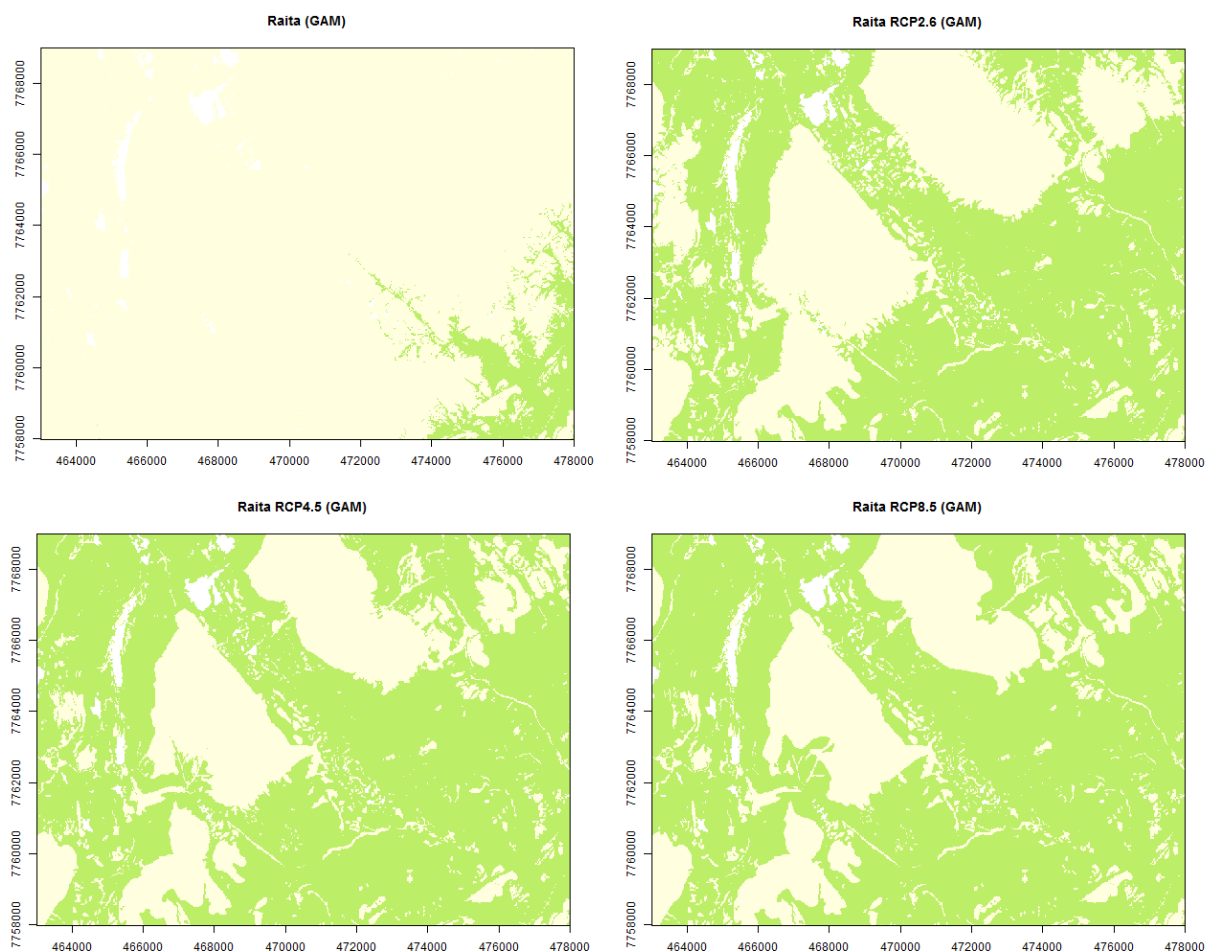
Lämpötila on kaikista tärkein katajan levinneisyyttä selittävä vastemuuttuja GBM-mallissa siten, että optimi on noin 8–9 °C, jonka jälkeen esiintymisen todennäköisyys pienenee, mutta ei suinkaan loppu (kuva 31). Seuraavaksi tärkeimpiä vastemuuttujia ovat säteily ja TWI, joiden vaikutus esiintymiseen on kuitenkin melko tasainen. Myöskään maaperän ja kaltevuuden vaikutukset eivät ole kovin havaittavia.



Kuva 31. Vasteet ympäristömuuttujille GBM-mallissa. Mallin selitysaste on 24,5 %.

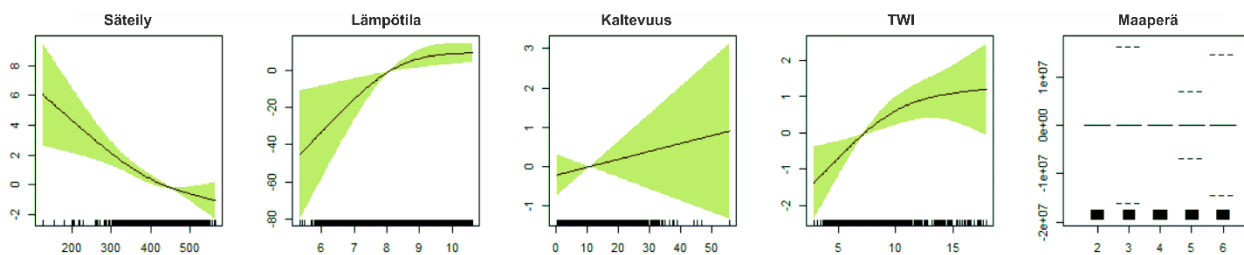
### 5.3 Raidan levinneisyysennusteet

GAM-menetelmällä raidan nykyinen levinneisyysennuste keskittyy alavien alueiden jokilaaksoihin, joissa myös sen havainnot ovat (kuvat 17, 32). Todennäköisyysennusteissa (liite 12) korostuvat eniten alavat lämpimät alueet, joissa on kohtalaisen kosteaa. Ilmastoskenaarioiden myötä raidan potentiaalinen levinneisyysalue kasvaa huomattavasti, yli 50 % jos verrataan nykyistä ja RCP2.6:tta. Raidan levinneisyysalue kasvaa siten, että sen nykyinen levinneisyys säilyy ja raita levittäytyy uusille alueille. Raita ei leviä alueille, joissa lämpötila on matalin ja maaperä on lohkareikkoa tai kalliota.



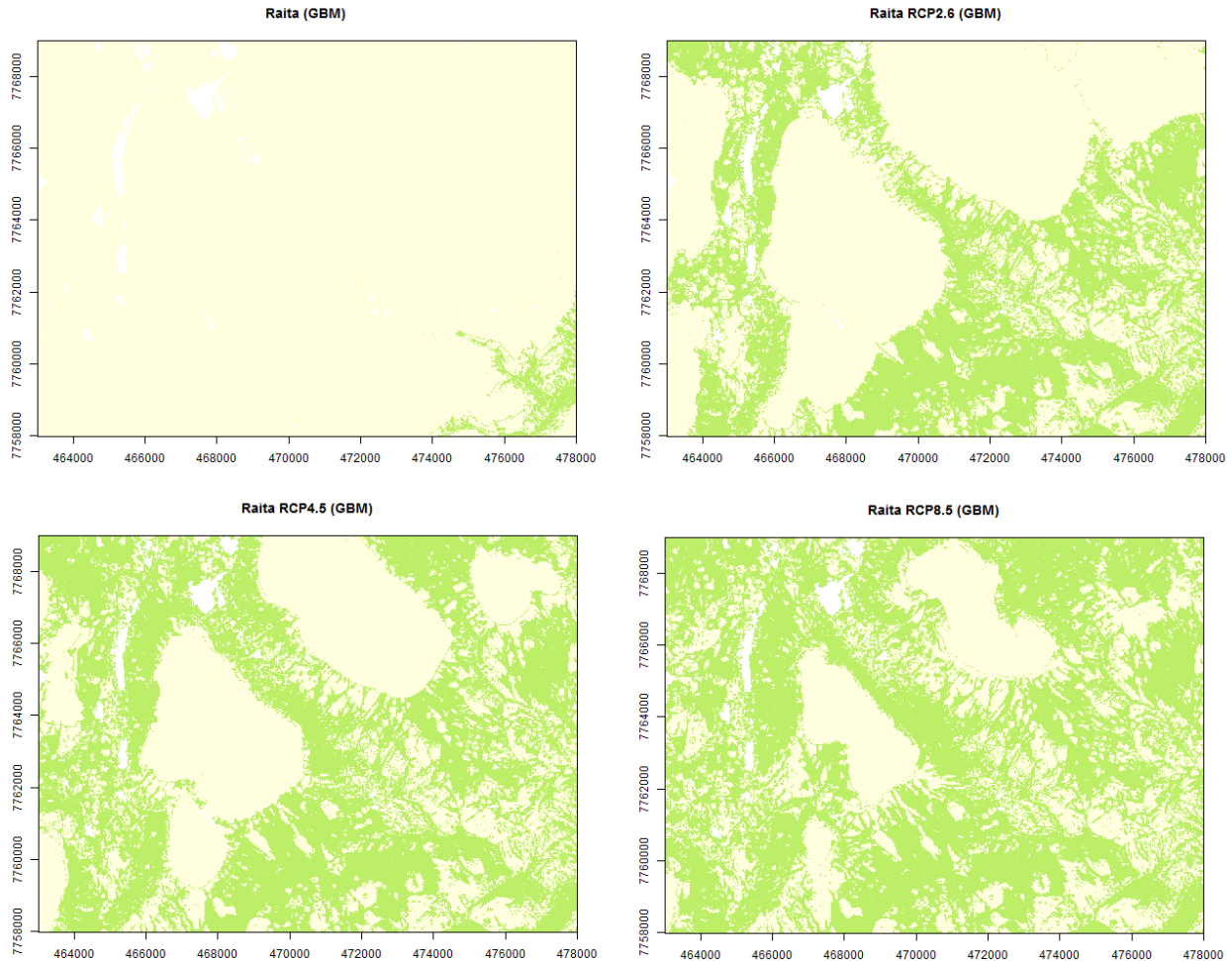
Kuva 32. Raidan binarisoitu levinneisyysennuste nykyisyydelle sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla GAM-menetelmällä. Nykyinen raidan ennuste kattaa 5,68 % alueesta, RCP2.6 59,75 %, RCP4.5 67,57 % ja RCP8.5 69,81 %.

Raidan levinneisyyteen GAM-mallissa vaikuttavat positiivisesti lämpötila ja maaperän kosteus eli raita esiintyy todennäköisimmin lämpimässä, kesälämpötilaltaan noin 10 °C, ja kosteassa paikassa (kuva 33). Säteilyn vaikutus on negatiivinen. Kaltevuuden vaikutus on varovaisen positiivinen, mutta epävarmuusalue on suuri. Maaperällä ei ole juurikaan vaikutusta tässä tarkastelussa.



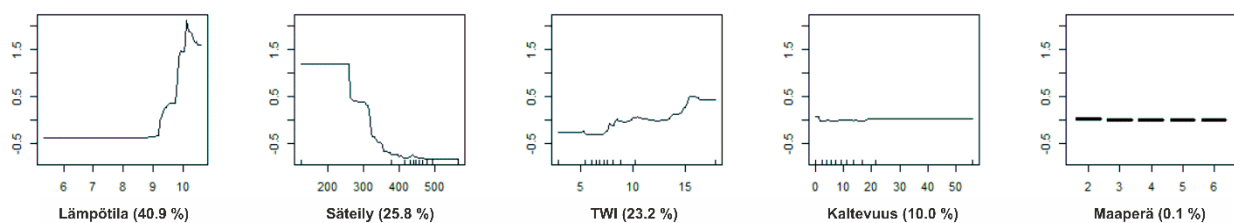
Kuva 33. Vasteet ympäristömuuttujille raidan GAM-mallissa. Tilastollisesti merkitseviä ovat säteily, lämpötila, TWI ja maaperä. Mallin selitysvaste on 29,9 %.

GBM-mallissa raidan levinneisyysennuste nykyisyyteen on varsin pienialainen ja pirstaleinen levinneisyyden keskittyessä hyvin vahvasti lämpimiin jokilaaksoihin (kuva 34). Ilmastomuutoskenaarioissa levinneisyysalue kasvaa n. 35–57 % verrattuna nykyiseen noin kahteen prosenttiin. Todennäköisyyskartassa (liite 13) raidan kaikkein todennäköisimmiksi esiintymispaikoiksi korostuvat pohjoisrinteet kaikissa skenaarioissa. Skenaariossa RCP2.6 korostuvat myös tutkimusalueen länsireunan järvien rannat, jotka eivät enää lämpimämmissä skenaarioissa ole korostuneet. Binarisoidussa ennusteessa sekä todennäköisyysennusteessa näkyy kuviota, joka näyttää samalta kuin TWI:n alueellinen jakautuminen. Tämän lisäksi raitaa ei näyttäisi ennustettavan alueille, joiden maaperä on kallio.



Kuva 34. Raidan binarisoitu levinneisyssennuste nykyisyydelle sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla GBM-menetelmällä. Nykyinen raidan ennuste kattaa 1,99 % alueesta, RCP2.6 37,73 %, RCP4.5 50,78 % ja RCP8.5 59,31 %.

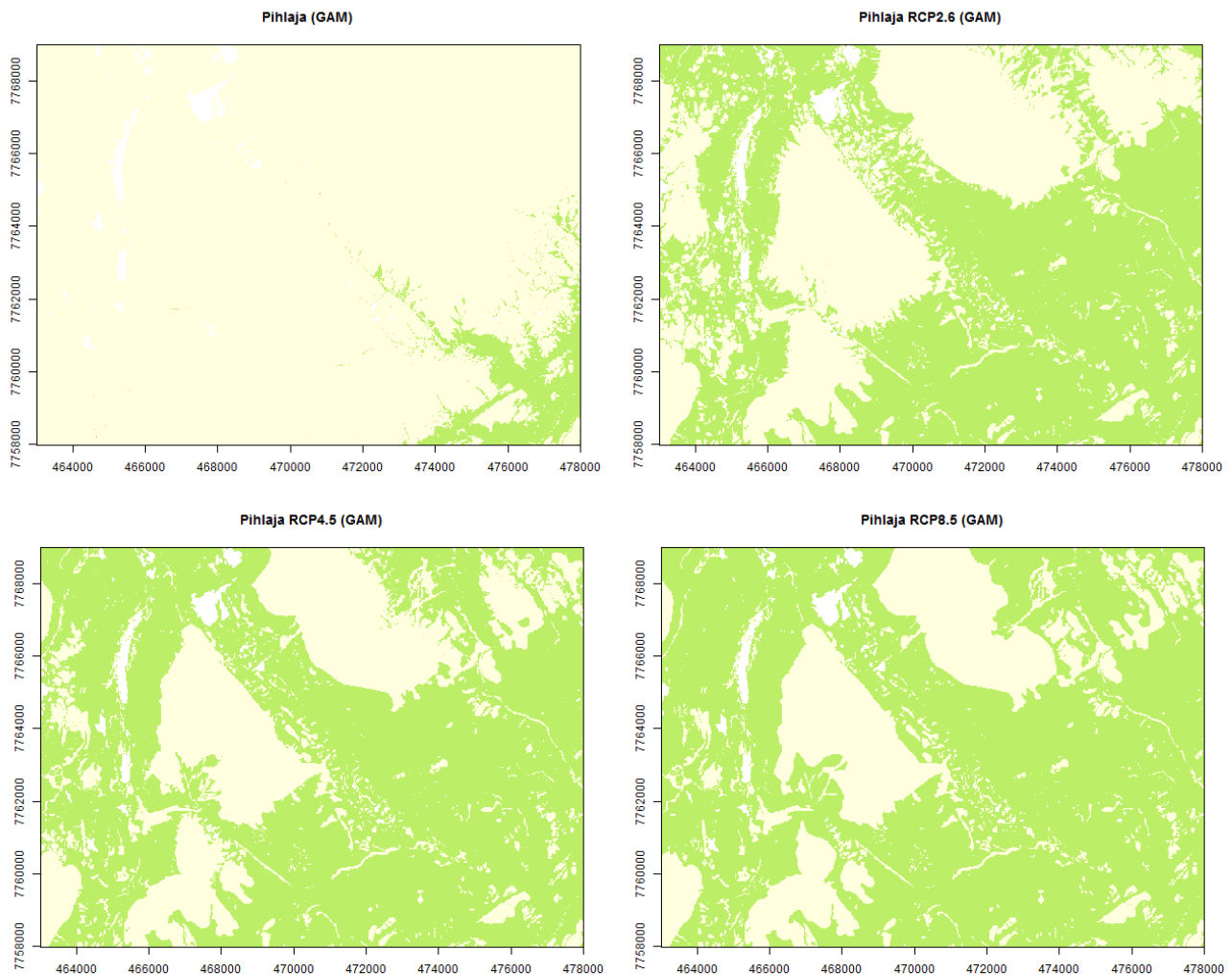
GBM-mallissa raidalle tärkein selittävä muuttuja on kesän keskilämpötila, jonka optimi on noin 10 astetta (kuva 35). Toiseksi tärkein muuttuja on kesän säteilyn määrä, jossa optimaalisempaa on vähemmän säteilyä ja suuri säteilyn määrä laskee raidan esiintymistodennäköisyyttä. Maaperän kosteuden vastekäyrä on varovaisen nouseva eli raita esiintyy todennäköisemmin kosteammassa. Kaltevuuden vaikutus on pienekkö ja tasainen. Maaperä ei mallin mukaan ole merkittävä vaihtelun selittäjä.



Kuva 35. Vasteet ympäristömuuttujille raidan GBM-mallissa. Mallin selitysaste on 38,1 %.

#### 5.4 Pihlajan levinneisyysennusteet

GAM-menetelmällä pihlajan binarisoitu levinneisyysennuste nykyisyydelle on laajempi, kuin pihlajan maastohavainnot (kuva 36). Todennäköisyysennusteessa (liite 14) pihlajan levinneisyysalue näyttää pienemmältä kuin binaarisessa aineistossa, eikä sieltä juurikaan erotu todennäköisemmän esiintyvyyden alueita. Ilmastomuutoskenaarioissa pihlajan levinneisyysennusteen alue kasvaa n. 50–65 % verrattuna nykyiseen ennusteeseen. Pihlaja näyttäisi leviävän käytännössä kaikkialle, paitsi tunturien huipuille, joissa maaperänä on lohkarieppo tai paljas kallio. Todennäköisyysennusteessa pihlajan todennäköisimmiksi levinneisyysalueiksi korostuvat lämpimät kosteat jokilaaksot ja maaperältään kalliolle ja lohkariekkoon on todennäköisyys nolla.

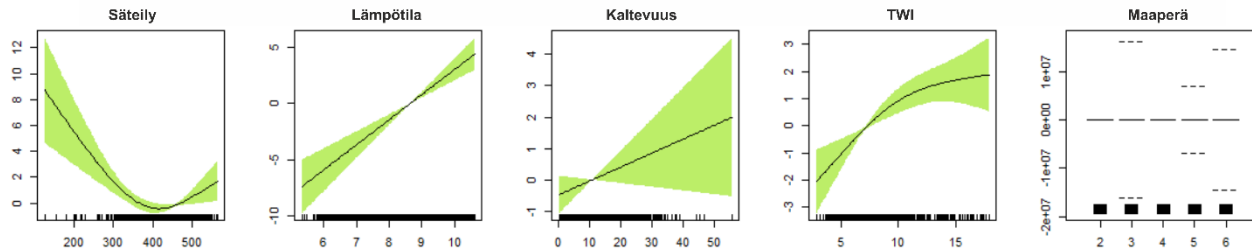


Kuva 36. Pihlajan binarisoitu levinneisyysennuste nykyisyydelle sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla GAM-menetelmällä. Nykyinen pihlajan ennuste kattaa 5,42 % alueesta, RCP2.6 56,74 %, RCP4.5 66,33 % ja RCP8.5 69,81 %.

GAM-mallissa säteilyn vaste pihlajan levinneisyyteen on käänteinen unimodaali siten, että pihlajalle epäsuotuisin on n. 400 kwh/m<sup>2</sup> kesässä (kuva 37). Lämpötila on nouseva suora, joka ei saturoidu, eli



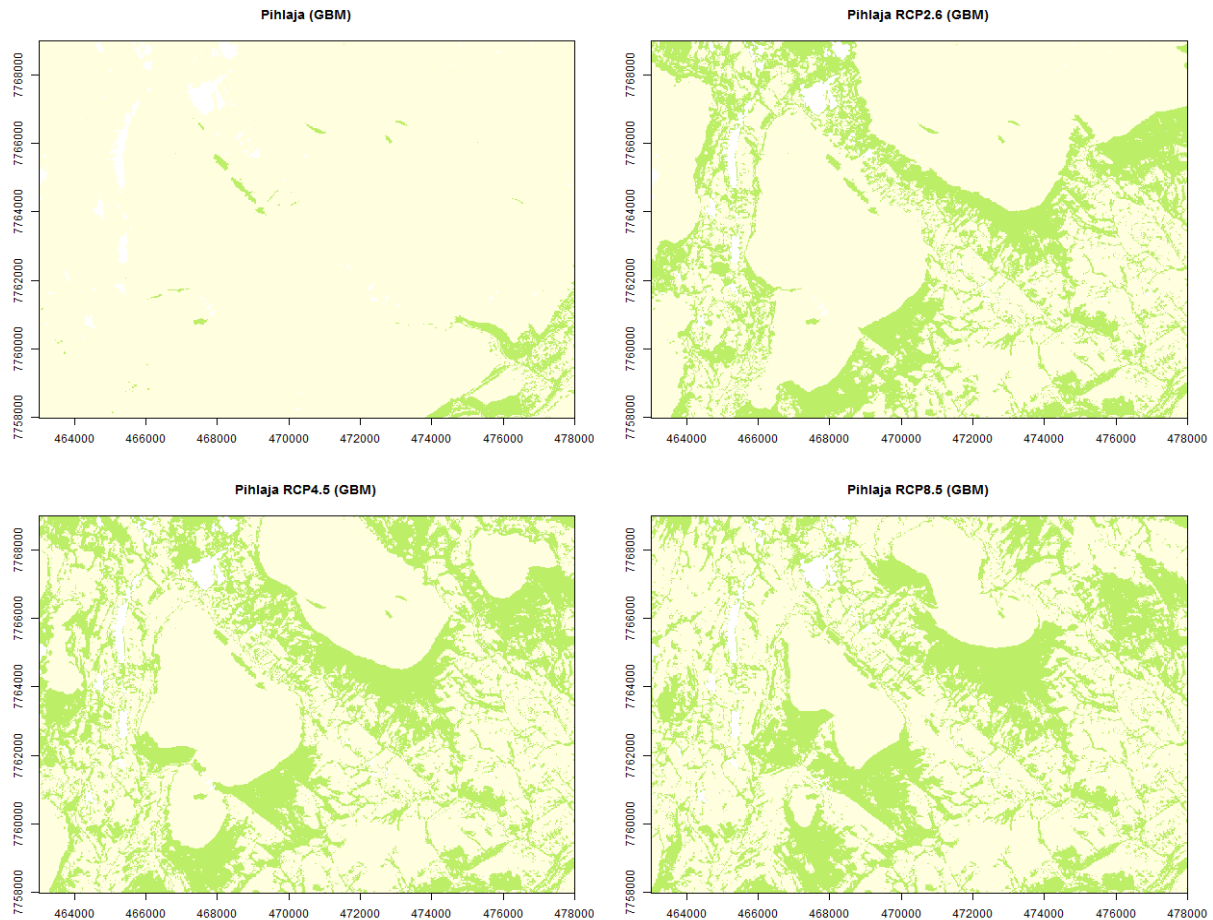
pihlajalle lämpimämpi on todennäköisempi esiintymisalue. Myös kaltevuus on nouseva suora, mutta sen epävarmuusalue on suuri. Maaperän kosteus vaikuttaa siten, että pihlaja esiintyy todennäköisemmin kosteammassa kuin kuivassa. Maaperä ei juurikaan vastemuuttujien arvioinnin perusteella vaikuta.



Kuva 37. Vasteet ympäristömuuttujille pihlajan GAM-mallissa. Merkitseviä muuttujia ovat säteily, lämpötila, TWI ja maaperä. Mallin selitysaste on 33,5 %.

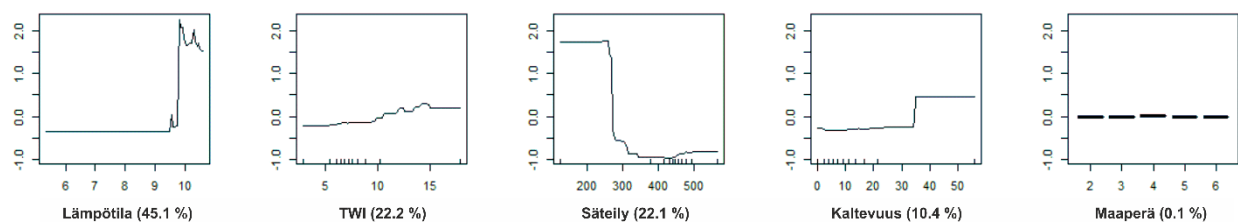
Pihlajan nykyinen levinneisyys GBM-menetelmällä vaikuttaa varsin samalta kuin sen havainnot, joskin ennusteessa potentiaalinen levinneisyysalue on esitetty huomattavasti pohjoisemmassa ja korkeammalla (kuvat 17, 38). Todennäköisyysennusteessa näkyy, että nämä pohjoisrinteet ja purovarret ovat kaikista todennäköisimpiä esiintymisalueita pihlajalle (liite 15). Ilmastonmuutosskenaarioissa potentiaalinen levinneisyysalue kasvaa n. 24–31 % ja eri skenaarioiden välinen vaihtelu on melko pientä. Todennäköisyysennusteessa sama ilmiö korostuu. Binaarisissa kartoissa levinneisyysennusteet tulevaisuuteen ovat varsin pirstaleisia ja mosaiikkimaisia, kun taas todennäköisyysennusteissa suurin osa alueesta on lähes yhtä todennäköistä. Purojen varret sekä rinteet tosin korostuvat todennäköisimpinä levinneisyysalueina.





Kuva 38. Pihlajan binarisoitu levinneisyysennuste nykyisyydelle sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla GBM-menetelmällä. Nykyinen pihlajan ennuste kattaa 2,72 % alueesta, RCP2.6 26,67 %, RCP4.5 32,84 % ja RCP8.5 33,17 %.

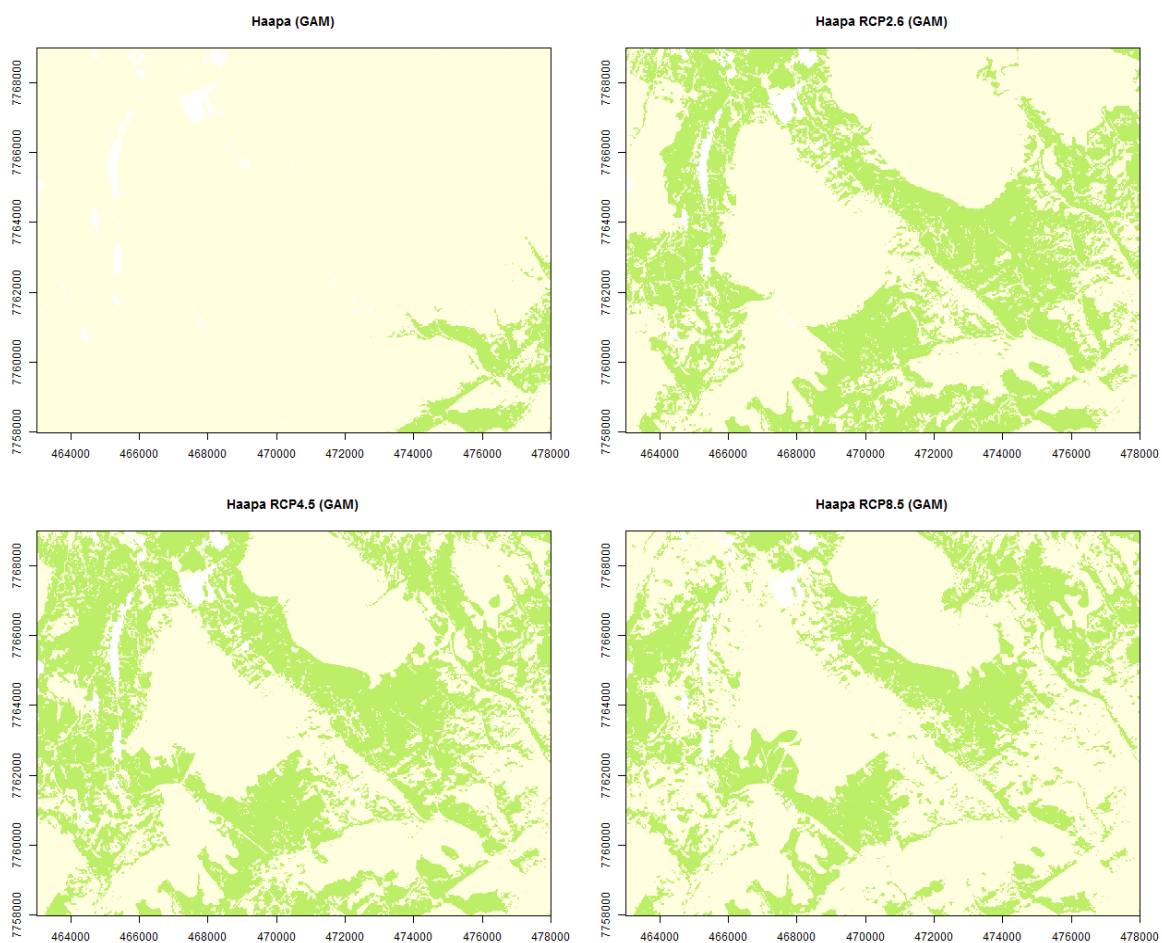
Pihlajalle tärkein vaste GBM-menetelmässä on lämpötila, jolla on todella jyrkkä vaste noin 10 °C kohdalla (kuva 39). Maaperän kosteus ja säteily vaikuttavat lähes yhtä paljon, mutta TWI:n vaste on melko tasainen. Säteilyn vaste on hyvin jyrkkä vähemmän säteilyn lisäen pihlajan esiintymisen todennäköisyyttä. Kaltevuus vaikuttaa siten, että jyrkemmissä rinteissä olisi suurempi todennäköisyys pihlajan esiintymiselle. Maaperä ei vastekäyrien ja lukuarvojen perusteella vaikuta pihlajan esiintymiseen, joskin binarisoidulla kartalla on havaittavissa, että pihlajan esiintyminen kallioilla ja lohkareikoissa on epätodennäköistä.



Kuva 39. Vasteet ympäristömuuttujille pihlajan GBM-mallissa. Mallin selitysaste on 42,4 %.

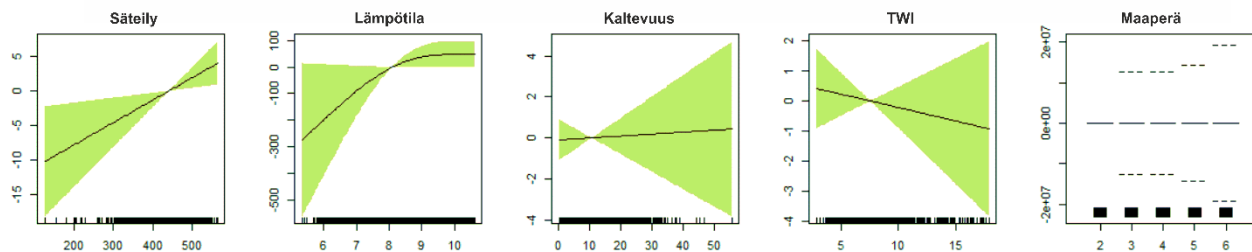
## 5.5 Haavan levinneisyysennusteet

Haavan GAM-mallin binarisoitu levinneisyysennuste on laajempi kuin haavan havaintoalue maastossa (kuvat 17 ja 40). Haavan todennäköisyysennuste (liite 16) sen sijaan korostaa todennäköisimpinä niitä alueita, joista haapaa on havaittu eli etelään avautuvia rinteitä, joissa on korkea säteilyn määrä sekä keskilämpötila. Haavan potentiaalinen levinneisyysalue kasvaa ennusteissa RCP2.6 ja RCP4.5 jopa noin 43 % nykyisyyden 3,7 %:sta. Kaikista lämpimimmässä skenaariossa RCP8.5 haavan potentiaalinen levinneisyysalue kuitenkin pienenee 12 % verrattuna toiseksi lämpimämpään ennusteeseen. Haavan binaarisissa ennusteissa nykyisen levinneisyyden alueet säilyvät ja potentiaalinen levinneisyysalue kasvaa. Haavan todennäköisyysennusteissa nykyisyyden ennusteen korostamat paikat jäävät jokaisessa skenaariossa hieman vähemmälle. RCP2.6:ssa keskeisimmät levinneisyysalueet ovat Geidnogaisan ja Rastigaisan luoteisrinteillä sekä tuntureiden edustan jokilaaksojen etelään avautuvilla rinteillä. Skenaariossa RCP8.5 ovat jäljellä enää tuntureiden rinteet ja jokilaaksot ovat lähes täysin hävinneet ennusteista.



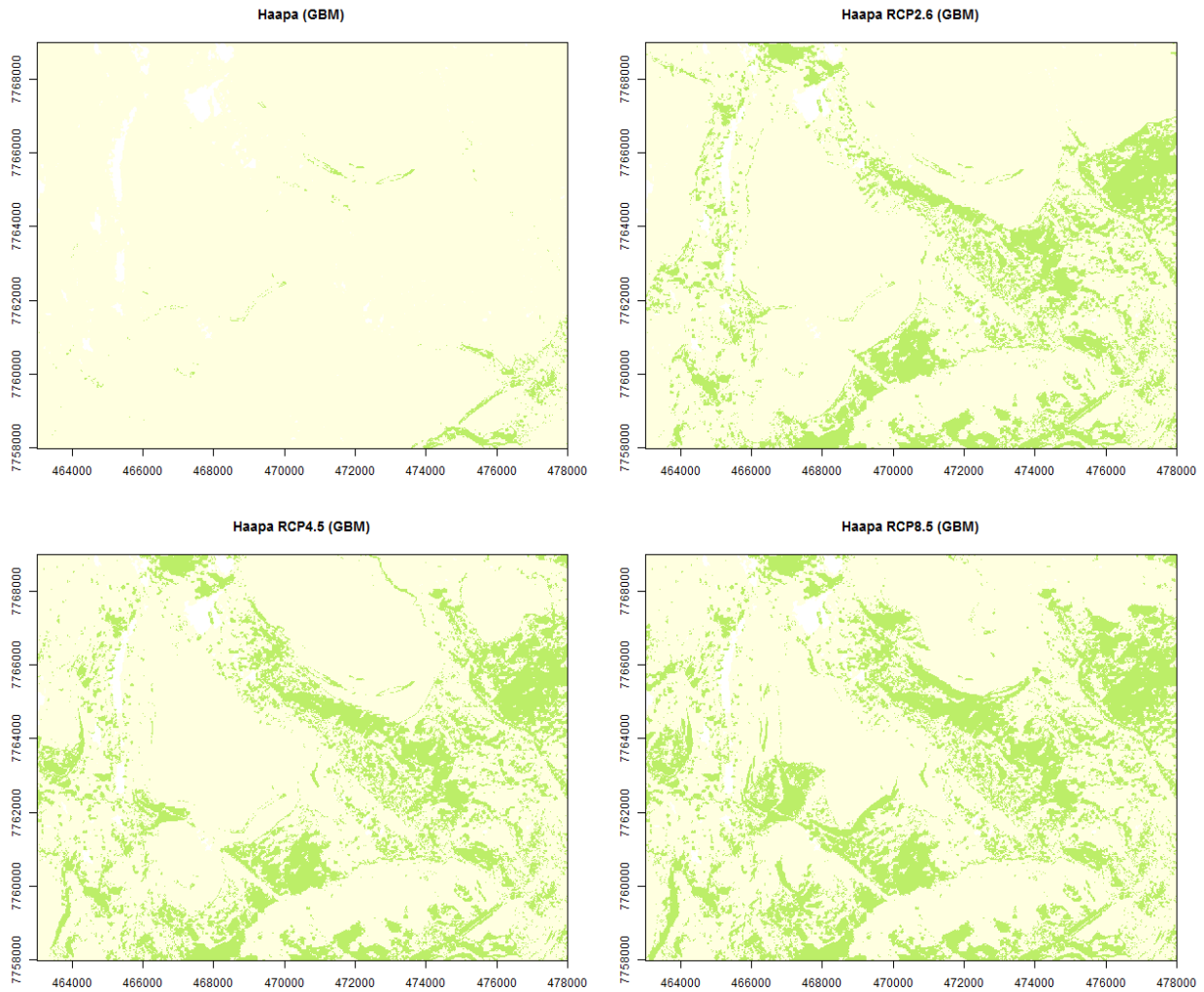
Kuva 40. Haavan binarisoitu levinneisyysennuste nykyisyydelle sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla GAM-menetelmällä. Nykyinen haavan ennuste kattaa 3,7 % alueesta, RCP2.6 38,59 %, RCP4.5 43,05 % ja RCP8.5 31,12 %.

GAM-mallissa säteily vaikuttaa haavan esiintymiseen positiivisesti, kuten myös lämpötila, joka tosin saturoituu noin 10 asteessa (kuva 41). Kaltevuuden ja maaperän vaikutus haavan levinneisyyteen on olematon. Maaperän kosteus vaikuttaa siten, että haapa viihtyy kosteammassa paremmin kuin kuivassa.



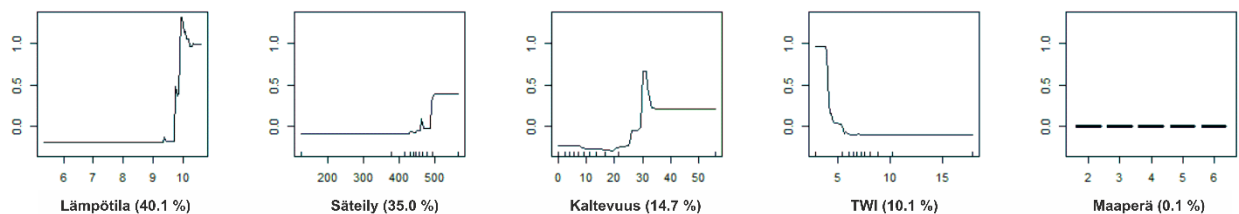
Kuva 41. Vasteet ympäristömuuttujille haavan GAM-mallissa. Merkitseviä muuttujia ovat säteily ja lämpötila. Mallin selitysaste on 43,9 %.

GBM-menetelmällä haavan nykyinen levinneisyysennuste tunnistaa ne alueet, joista haapaa on tavattu, mutta niiden lisäksi huomattavasti pohjoisempana ja korkeammalla olevia alueita, joista haapaa ei ole löydetty (kuvat 17, 42). Todennäköisyysennusteessa (liite 17) nämä kauemmat alueet eivät erotu yhtä vahvasti vaan suurin todennäköisyys haavan esiintymiselle on aivan eteläisimpien laaksojen etelään aukeavilla rinteillä, joissa säteilyn määrä on suuri. Ilmastoskenaarioilla haavan potentiaalinen esiintymisalue kasvaa noin 16–25 % alkuperäisestä 1,2 %:sta. Suurin levinneisyysennuste on lämpimimmällä skenaariolla RCP8.5. Binaariset ennusteet ovat varsin mosaiikkimaisia ja alueellinen vaihtelu on suurta, kun taas todennäköisyysennusteissa korostuvat eteläiset rinteet, joskin eri rinteet joka skenaariossa.



Kuva 42. Haavan binarisoitu levinneisyysennuste nykyisyydelle sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla GBM-menetelmällä. Nykyinen haavan ennuste kattaa 1,2 % alueesta, RCP2.6 17,67 %, RCP4.5 22,09 % ja RCP8.5 26,35 %.

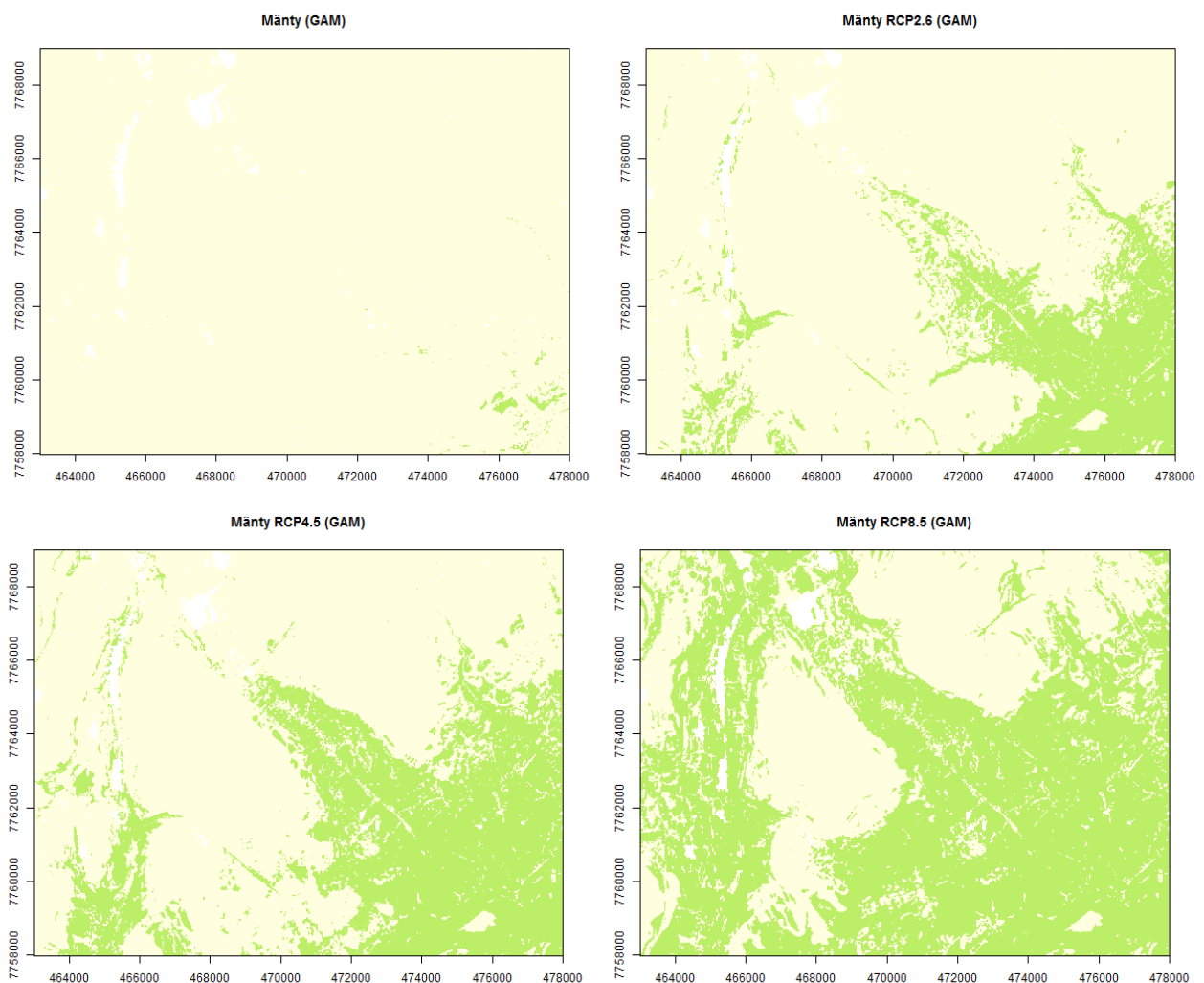
Haavan GBM-mallissa tärkeimmät selittävät tekijät ovat lämpötila ja säteily (kuva 43), joista lämpötilan optimi on noin 10 °C ja säteilyn noin 500 kwh/m<sup>2</sup>. Rinteen kaltevuus vaikuttaa siten, että haavalla on optimi melko jyrkässä rinteessä. GBM-mallin mukaan haavalle on suotuisaa kostea maaperä. Maaperän tyyppi ei käytännössä vaikuta haavan esiintymiseen, eikä binaarisilta levinneisyyskartoilta ole havaittavissa minkään maaperäluokan kanssa yhtenevää kuviointia.



Kuva 43. Vasteet ympäristömuuttujille haavan GBM-mallissa. Mallin selitysaste on 49,6 %.

## 5.6 Männyn levinneisyssennusteet

Männyn GAM-menetelmällä tehty levinneisyssennuste nykyisyydelle vastaa melko hyvin männyn todellista esiintymistä, joka on rajoittunut muutamiin yksittäisiin yksilöihin (kuvat 17, 44). Ilmastoskenaarioissa männyn potentiaalinen levinneisyysalue kasvaa huomattavasti siten, että parhaimmillaan skenaariossa RCP8.5 männylle suotuisaa ympäristöä olisi jopa 57 % tutkimusalueesta. Männyn todennäköisyssennusteen (liite 18) mukaan suurin osa näistä ennustetuista alueista olisi myös erittäin todennäköisiä esiintymisalueita männylle. Levinneisyssennusteiden pohjalta vaikuttaisi siltä, että mänty tuskin olisi leviämässä alueille, joissa maaperä on turvetta, lohkareikkoja tai paljasta kiveä.

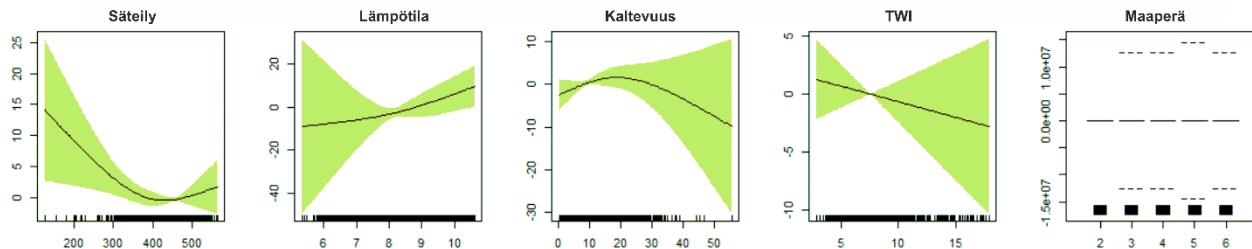


Kuva 44. Männyn binarisoitu levinneisyssennuste nykyisyydelle sekä ilmastojuoksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla GAM-menetelmällä. Nykyinen männyn ennuste kattaa 0,46 % alueesta, RCP2.6 17,67 %, RCP4.5 30,82 % ja RCP8.5 57,16 %.

GAM-mallissa männylle säteilyn vastekäyrä on käänteisen unimodaali, eli mänty todennäköisemmin esiintyy vähäisen tai korkean säteilyn alueilla (kuva 45). Lämpötila vaikuttaa männyn esiintymiseen

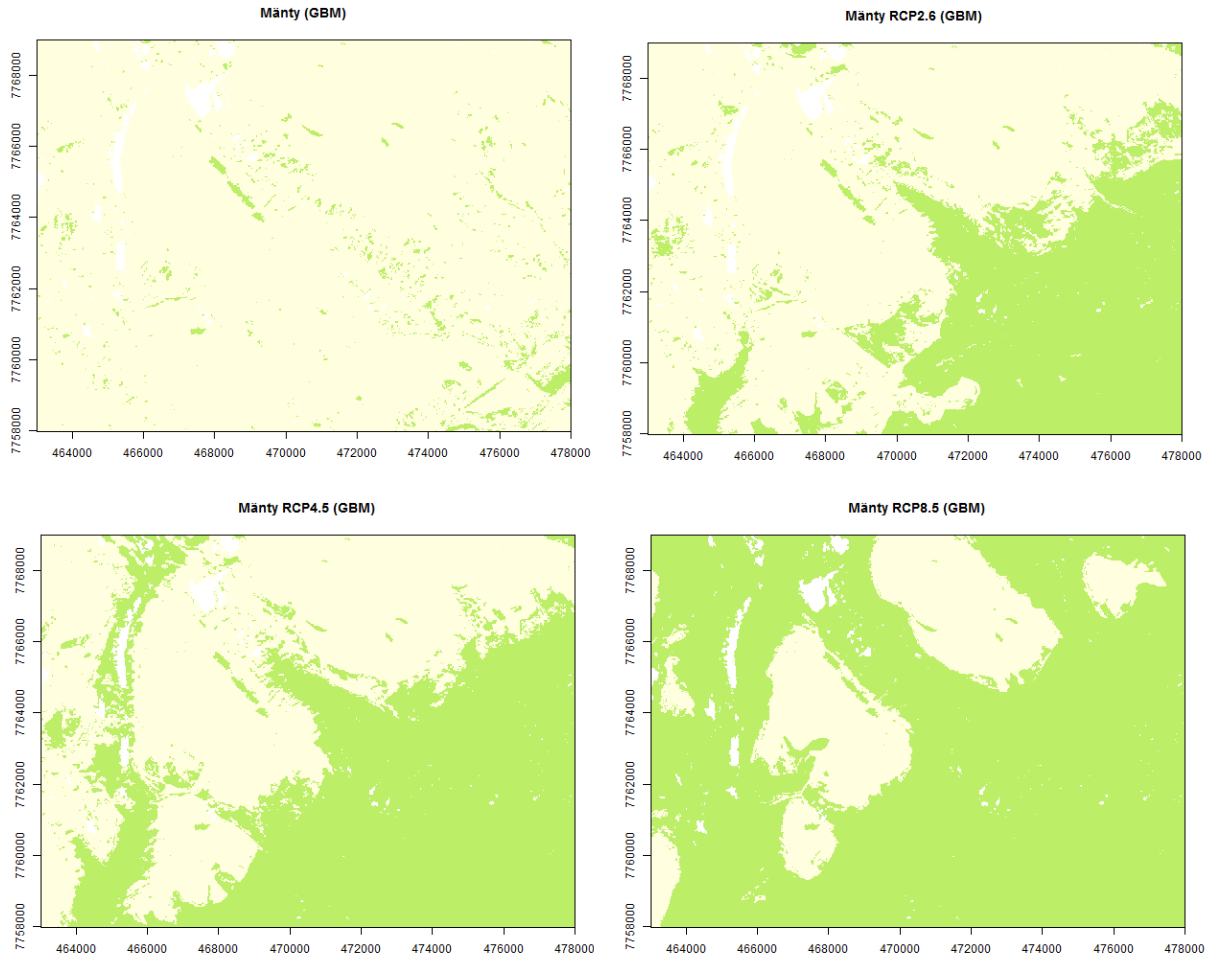


positiivisesti. Kaltevuuden vaikutus on unimodaali ja optimaalisin olosuhde männylle on 20 °C. Mänty viihtyy maaperältään hieman kuivemmassa kuin märemmässä. Maaperän tyyppi ei mallin vastekäyrien mukaan vaikuta, mutta levinneisyssennusteissa mänty ei esiinny turpeen, kallion tai lohkareikon alueilla.



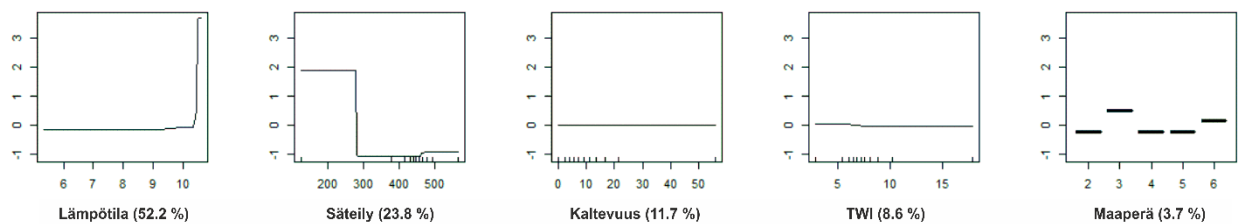
Kuva 45. Vasteet ympäristömuuttujille männyin GAM-mallissa. Merkitseviä muuttujia ovat säteily ja lämpötila. Mallin selitysaste on 52,3 %.

Männyn levinneisyssennuste GBM menetelmällä antaa potentiaalisiksi levinneisyysalueeksi pinta-alaltaan pienen, mutta mosaiikkimaisesti lähes koko tutkimusalueelle jakautuneen ennusteen (kuva 46). Todennäköisyssennusteissa (liite 19) eniten korostuu Levajoen laakson etelään avautuva rinne, jolta suurin osa männyin maastohavainnoista on. GBM:n ilmastoskenaarioissa männyin potentiaalisen levinneisyyden pinta-ala vaihtelee huomattavasti RCP2.6:n noin 34 %:sta RCP8.5:n noin 77 %:iin, jossa lähes koko alue on tuntureiden huippuja lukuun ottamatta männylle potentiaalista aluetta. Männyn todennäköisyssennusteissa korostuvat erityisesti etelään avautuvat rinteet, kun taas korkeammalla oleville alueille mäntyä ei ole ennustettu. Näyttäisi siltä, että GBM-mallissa mikään yksittäinen maaperäluokka ei ole este männyin esiintymiselle.



Kuva 46. Männyn binarisoitu levinneisyysennuste nykyisyydelle sekä ilmastojaokselle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla GBM-menetelmällä. Nykyinen männyn ennuste kattaa 2,89 % alueesta, RCP2.6 34,32 %, RCP4.5 48,82 % ja RCP8.5 77,36 %.

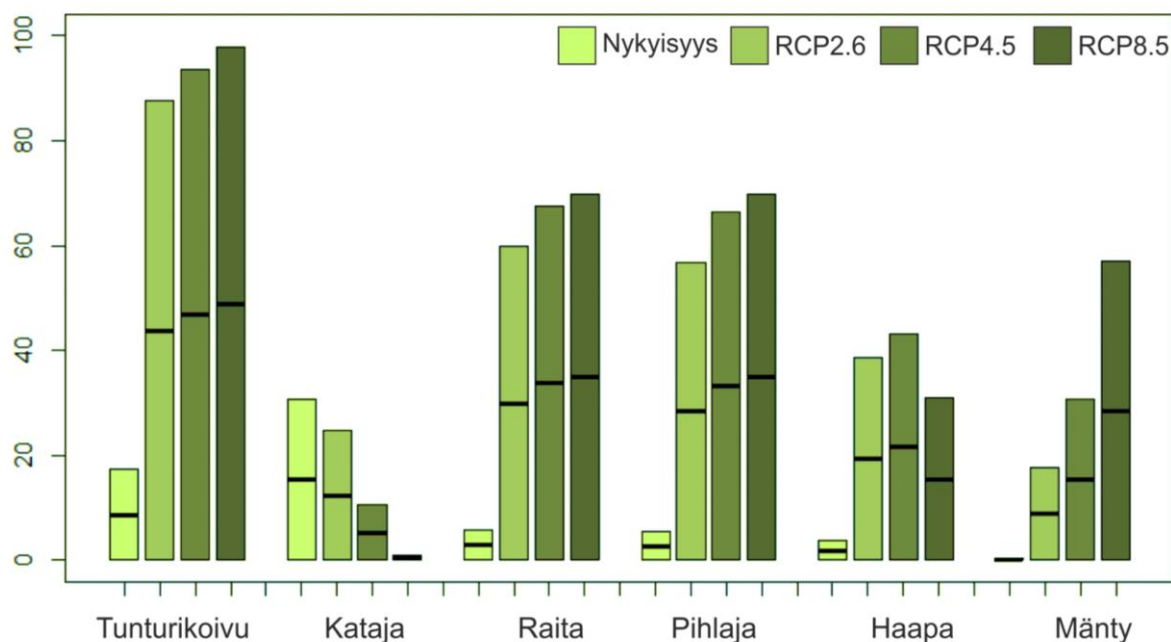
Männyn GBM-mallin sisäisestä vaihtelusta suurimman osan selittää lämpötila, jonka optimi saavutetaan noin 11 asteessa (kuva 47). Säteily vaikuttaa siten, että männylle olisi optimaalisempaa kasvaa vähäisemmän säteilyn alueella. Kaltevuuden ja maaperän kosteuden vastekäyrät ovat suorat. Maaperän luokka vaikuttaa hieman siten, että männyn esiintyminen on todennäköisempää jokisedimenteillä kuin muualla.



Kuva 47. Vasteet ympäristömuuttujille männyn GBM-mallissa. Mallin selitysaste on 51,2 %.

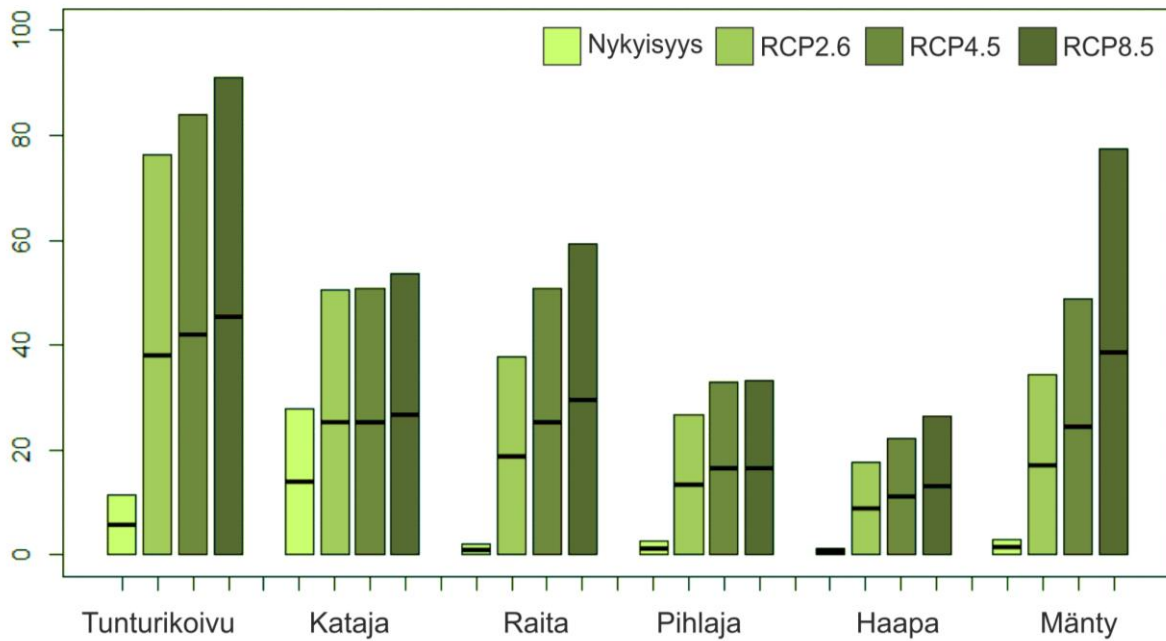
## 5.7 Muutokset puulajien potentiaalisissa esiintymisalueissa

Puulajien esiintymispinta-aloissa tapahtuu huomattavia muutoksia alueellisen esiintymisen lisäksi. GAM-menetelmällä neljällä viidestä tutkimuslajista on kasvava trendi, yhdellä laskeva ja yhdellä ensin kasvava ja sitten laskeva (kuva 48). Nykyisyyden levinneisyysennusteissa katajalla on suurin potentiaalinen levinneisyysalue, tunturikoivulla toiseksi suurin ja männyllä pienin. Tunturikoivun potentiaalinen levinneisyysalue kasvaa kaikista laajimmaksi kaikilla ilmastonmuutosskenaarioilla. Myös raidalla ja pihlajalla kaikissa skenaarioissa kasvu on huomattavaa. Männyllä lämpimin skenaario lisää levinneisyysalueen kokoa kaikista eniten. Haavalla pieni ja keskimääräinen lämpeneminen lisäävät kasvua enemmän kuin suurin lämpeneminen. Katajalla lämpeneminen pienentää potentiaalisen levinneisyysalueen kokoa kaikilla skenaarioilla



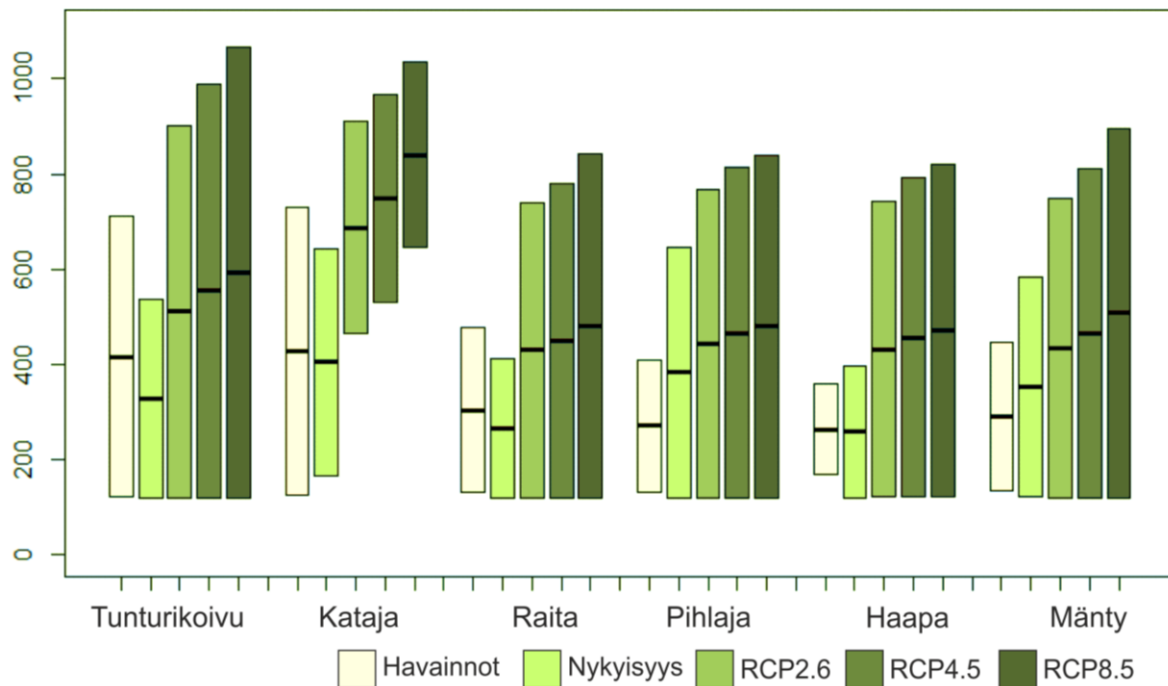
Kuva 48. Puulajien levinneisyysalueiden koon muutos prosentteina koko tutkimusalueesta GAM-malleilla tuotetuissa binaarisissa ennusteissa.

GBM-malleilla kaikkien puulajien potentiaaliset esiintymisalueet kasvavat kaikissa skenaarioissa siten, että lämpimimmän ennusteen potentiaalinen esiintymisalue on kaikista laajin (kuva 49). Nykyisyyden ennusteessa katajalla on kaikista laajin esiintymisalue, tunturikoivulla toiseksi laajin ja muilla hyvin pienet. Ilmastonmuutosskenaarioissa tunturikoivulla, raidalla, haavalla ja männyllä jokainen skenaario kasvattaa potentiaalista levinneisyysaluetta verrattuna matalampiin lämpötiloihin. Katajalla skenaariot RCP2.6 ja RCP4.5 ovat lähes samanlaajuiset eikä RCP8.5 ole juurikaan laajempi. Pihlajalla RCP2.6:n levinneisyysalue on vain hieman pienempi kuin kahden lämpimämmän skenaarion, joiden levinneisyysalueet ovat lähes yhtä suuret.



Kuva 49. Puulajien levinneisyysalueiden koon muutos prosentteina koko tutkimusalueesta GBM-malleilla tuotetuissa binaarisissa ennusteissa.

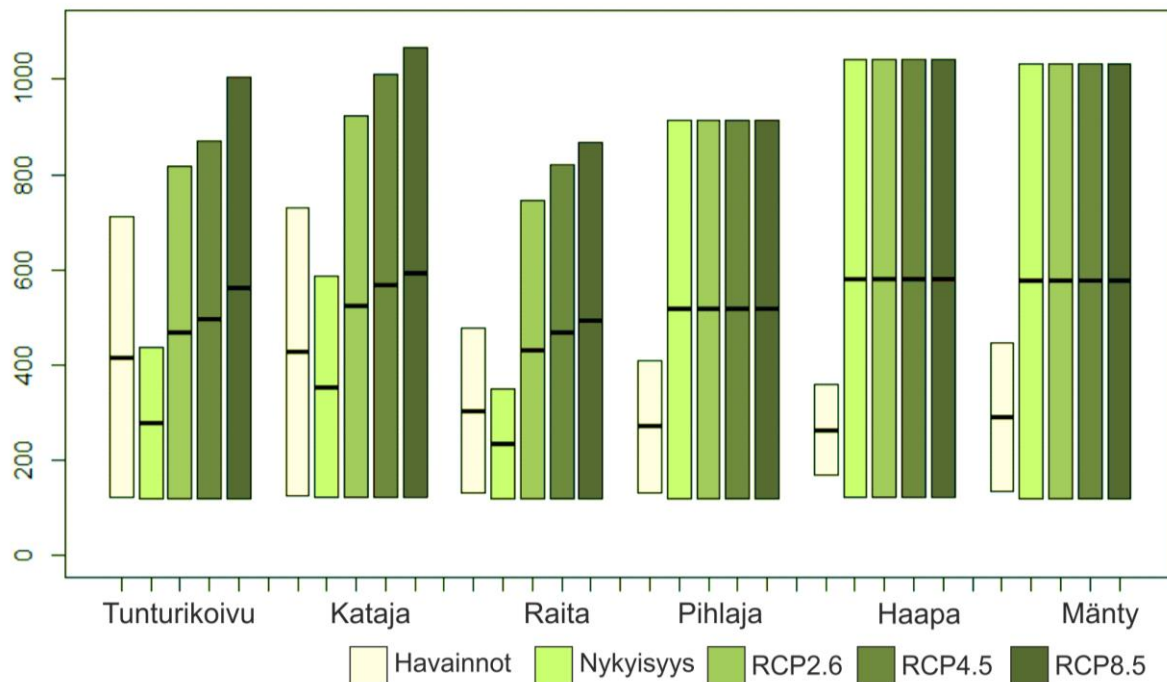
Esiintymisalueiden sijainnin ja koon lisäksi myös niiden korkeudellinen sijainti muuttuu. GAM-menetelmällä kaikilla lajeilla tulevaisuuden levinneisyysennusteiden esiintymisen minimi- ja maksimikorkeudet sekä keskikorkeudet ovat suuremmat kuin havaintojen (kuva 50). Sen sijaan nykyisuuden ennusteiden ja havaintojen välillä on hajontaa lajien välillä: tunturikoivulla, katajalla ja raidalla havaintoja on laajemmalla korkeusalueella kuin ennusteissa (liite 20). Pihlajalla, haavalla ja männyllä ennusteen korkeusalue on laajempi kuin havaintojen. Suurimmalla osalla lajeista esiintymisalueen minimikorkeus pysyy kaikissa levinneisyysennusteissa samana ja maksimikorkeus kasvaa ilmastoskenaarioiden myötä. Ainoastaan kataja poikkeaa muista tässä, sillä sen esiintymisen minimikorkeus kasvaa samalla kun maksimikorkeuskin eli katajan korkeudellinen esiintymisalue pienenee.



Kuva 50. Puulajien esiintymisalueiden maksimi- ja minimikorkeudet metreinä merenpinnan yläpuolella havaintoaineistossa sekä binaarisissa levinneisyysennusteissa GAM-menetelmällä mallinnettuna. Katajalla ennusteiden minimikorkeudet ovat 167,0 m mpy, 464,5 m mpy, 541,3 m mpy ja 645,2 m mpy kun taas muilla lajeilla minimikorkeus on kaikilla noin 120 m mpy. Maksimiesiintymiskorkeus lämpimimmässä skenaariossa vaihtelee lajien välillä 819,3 – 1065,6 m mpy.

GBM-menetelmällä tunturikoivun, katajan ja raidan korkeudellinen esiintymisalue on havainnoilla suurempi kuin niiden nykyisyysennusteen (kuva 51). Samoilla lajeilla kaikissa ilmastonmuutosskenaarioissa niiden esiintymisen minimikorkeus pysyy samana ja maksimikorkeus kasvaa eli korkeudellinen esiintymisalue kasvaa. Pihlajalla, haavalla ja männyllä nykyinen korkeudellinen esiintymisalue on havaintoja pienempi ja kaikissa ennusteissa minimi- ja maksimikorkeudet pysyvät samoina, eli korkeudellinen esiintymisalue ei niillä muutu (liite 20). Kaikista laajimmat korkeudelliset esiintymisalueet ovat haavalla ja männyllä kaikissa malleissa sekä tunturikoivulla ja katajalla RCP8.5 skenaariossa.

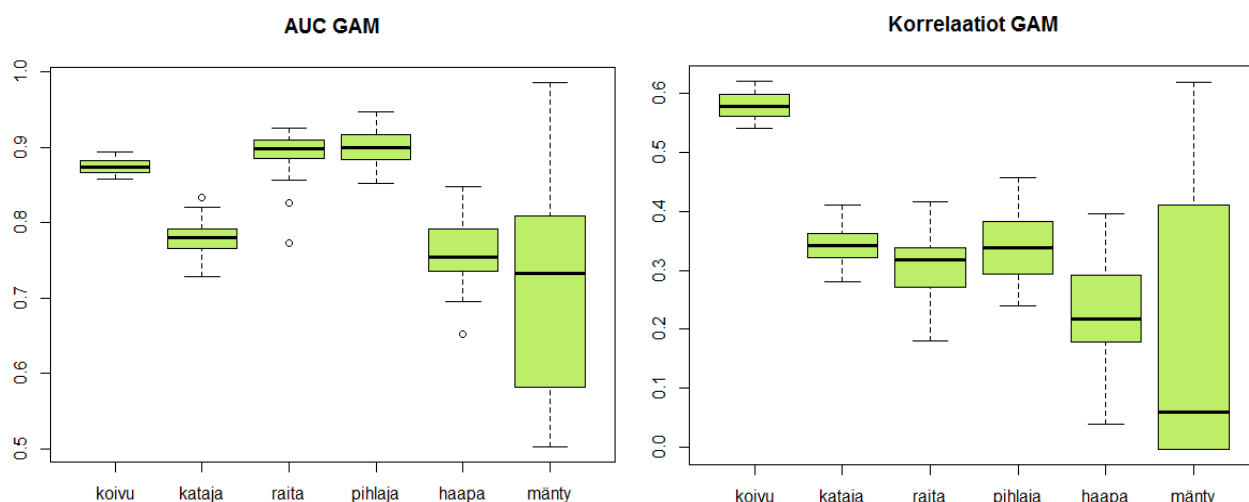




Kuva 51. Puulajien esiintymisalueiden maksimi- ja minimikorkeudet metreinä merenpinnan yläpuolella havaintoaineistossa sekä binaarisissa levinneisyysennusteissa GBM-menetelmällä mallinnettuna. Kaikkien ennusteiden minimikorkeus on 120,5 m ja maksimikorkeudet RCP8.5 ennusteissa vaihtelevat 868,3–1065,6 m.

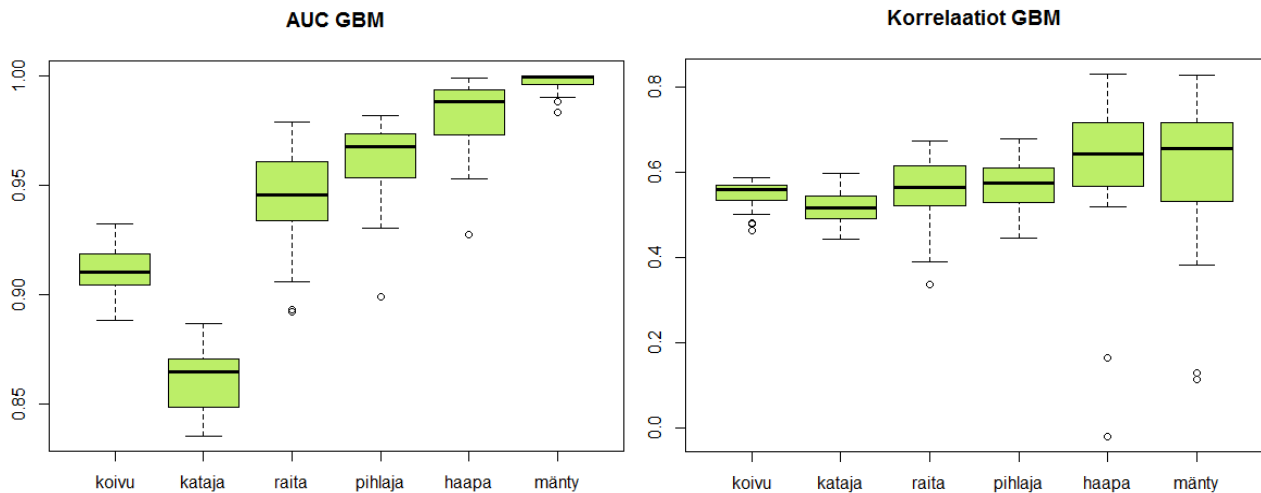
## 5.8 Tulosten tilastollinen luotettavuus

Kuvassa 52 on esitetty kaikkien puulajien GAM-mallien AUC-arvot ja korrelaatiot. Koivulla on pienin vaihteluväli eri ristiinvaldointikierrosten välillä, mutta ei korkein keskimääräinen (AUC-arvo 0,87). Korkeimmat keskiarvot ovat 0,89 raidalla ja 0,9 pihlajalla, joskin niiden vaihteluväli on suurempi ja raidalla on kaksi selkeää outlieria. Katajan AUC-arvojen keskiarvo on 0,78 eli hieman alhaisempi. Haavan keskiarvo on 0,76. Männyn keskiarvo on 0,72, mutta se on todella epäkuvaava, sillä vaihteluväli on 0,5–0,98, vaikka männyllä oli vain 12 ristiinvaldointikierrosta johtuen sen pienestä havaintomäärästä. Koivun, raidan ja pihlajan tulokset ovat hyvät, katajan ja haavan kohtalaiset ja männyn malli on täysin sattumanvarainen. GAM-mallien korrelaatioissa on huomattavan suuria eroja eri puulajien mallien välillä. Tunturikoivun vaihteluväli on pienin ja sen keskiarvo 0,58 korkein, eli tunturikoivun mallit antavat eri ristiinvaldointikombinaatioilla eniten toisiaan muistuttavia tuloksia. Keskiarvoiltaan kataja (0,34), raita (0,31) ja pihlaja (0,34) ovat samaa luokkaa ja näistä raidalla on kaikista suurin vaihteluväli. Haavan keskiarvo on 0,22 ja vaihtelu parhaan ja heikoimman korrelaation välillä on suuri eli eri mallinnuskerroilla tulisi todella toisistaan poikkeavia tuloksia. Männyn korrelaatiot vaihtelevat välillä 0–0,62 ja niiden keskiarvo on 0,2, vaikka ristiinvaldointikierroksia on vain 12. Männyn tilastollinen luotettavuus ei siis ole erityisen hyvä.



Kuva 52. GAM-mallien AUC-arvot viidenkymmenen ristiinvalidointikierroksen jälkeen. Tunturikoivun vaihteluväli on 0,86–0,89, katajan 0,73–0,83, raidan 0,77–0,93, pihlajan 0,85–0,95, haavan 0,65–0,85 ja männyn 0,5–0,99. Männyllä on pienestä havaintomäärästä johtuen vain 12 ristiinvalidointikierrosta. Eri puulajien GAM-mallien korrelaatiot viidenkymmenen ristiinvalidointikierroksen jälkeen, paitsi männyllä, jolla on vain 12 ristiinvalidointikierrosta. Tunturikoivun vaihteluväli on 0,54–0,62, katajan 0,28–0,41, raidan 0,18–0,41, pihlajan 0,23–0,46, haavan 0,03–0,40 ja männyn 0–0,62.

GBM-mallien AUC-arvot viidelläkymmenellä ristiinvalidointikierroksella ovat kaikilla malleilla yli 0,8, mikä kertoo, että mallien 1 ja 0 erottelukyky on hyvä (kuva 53). Koivun AUC keskiarvo on 0,91 mikä on erittäin hyvä ja vaihteluvälikin on pieni. Katajalla on kaikista GBM-malleista pienin mallienvälinen korrelaatio, mutta senkin keskiarvo on 0,86. Raidalla, pihlajalla ja haavalla kaikkien mallien keskiarvo on yli 0,95 mikä on erittäin hyvä, joskin näillä kaikilla on vähintään yksi outlier minimiarvona. Männyllä ristiinvalidointikierroksia GBM:n evaluoinnissa on vain 17 vähäisen havaintomäärän vuoksi ja keskiarvo on hyvin lähellä 1 ja vaihteluväli on 0,98–1 eli todella pieni. GBM-mallien korrelaation viidelläkymmenellä ristiinvalidointikierroksella, paitsi männyllä 17, on kaikilla 11 yksikön päässä toisistaan eli mallit ovat sen suhteen todella tasaisia (kuva 50). Suurin hajonta on haavalla ja männyllä, joista varsinkin haavan korrelaatiot vaihtelevat todella surkeasta todella hyvään ja männyn lähes yhtä paljon. Koivulla ja katajalla hajonta on vähäisintä. Raidan ja haavan korrelaatioiden hajonta on näissä malleissa keskitasoa ja keskimääräinen korrelaatio kohtalainen.



Kuva 53. GBM-mallin AUC-arvot viidelläkymmenellä ristiinvalidointikierroksella, paitsi männyllä, jolla on 17 ristiinvalidointikierrosta. Tunturikoivun vaihteluväli on 0,89–0,93, katajan 0,84–0,89, raidan 0,89–0,98, pihlajan 0,90–0,98, haavan 0,93–1 ja männyn 0,98–1. GBM-mallien korrelaatiot viidelläkymmenellä ristiinvalidointikierroksella, paitsi männyllä, jolla on vain 17 ristiinvalidointikierrosta. Tunturikoivun mallin vaihteluväli on 0,47–0,59, katajan 0,44–0,60, raidan 0,34–0,67, pihlajan 0,45–0,68, haavan -0,02–0,83 ja männyn 0,11–0,83.

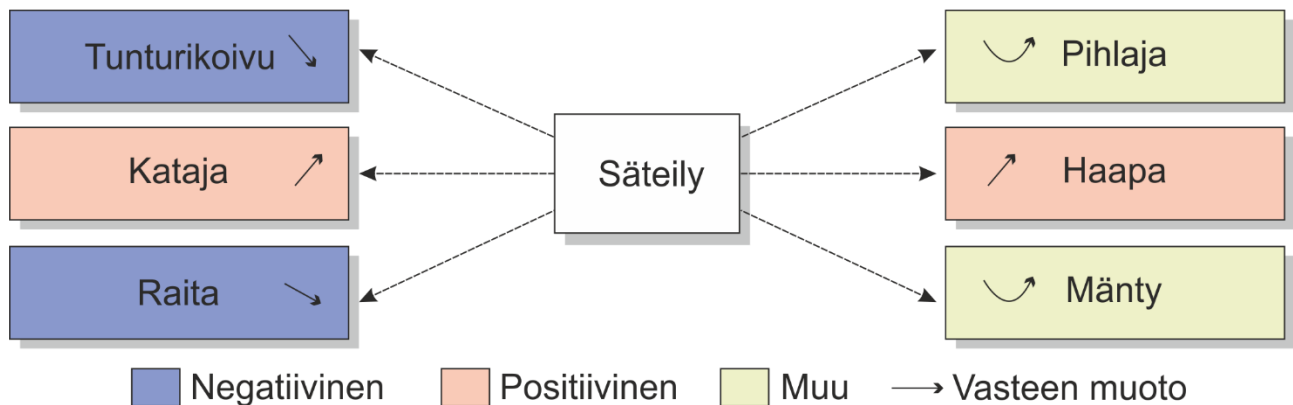
Korkeusmallien evaluointiin käytettiin samaa 70/30 ristiinvalidointia 50 toistolla kuin levinneisyysmallienkin, mutta korkeus on jatkuva muuttuja, joten binaaristen jakaumien tarkasteluun tarkoitettu AUC ei sovi siihen. Korkeusmalleissa GBM sai keskiarvoltaan paremmat korrelaatiot kuin GAM (liite 21). GBM:n vaihteluväli on pienempi kuin GAM:in, eli GBM:n eri toistokerrat antavat keskenään samankaltaisempia tuloksia kuin GAM.

## 6. Tulosten tarkastelu

### 6.1 Ilmasto- ja ympäristömuuttujien vaikutus tutkimuslajeihin

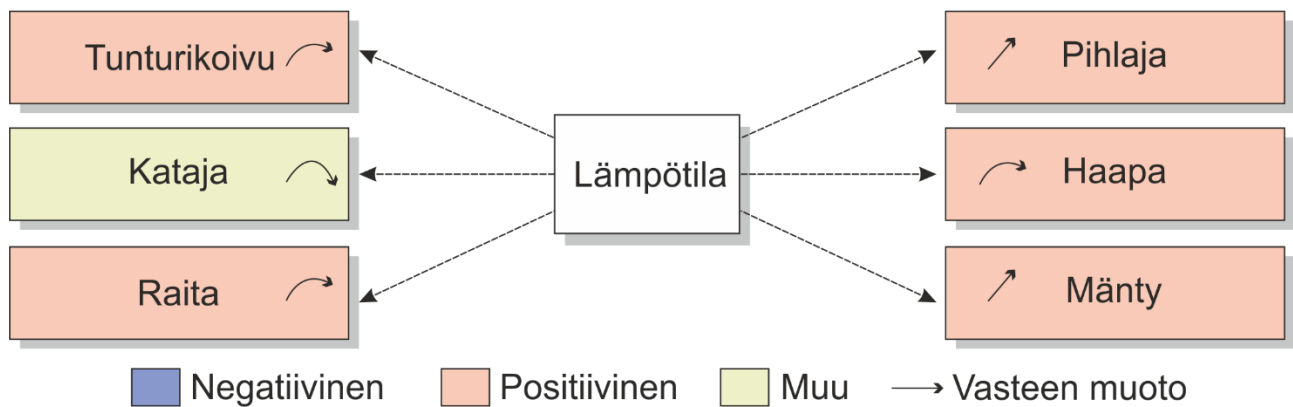
Säteilymäärään lisääntyminen vaikuttaa negatiivisesti tunturikoivun ja raidan esiintymiseen todennäköisyyteen (kuva 54). Positiivisesti se vaikuttaa haavan ja katajan esiintymiseen todennäköisyyteen, mikä on linjassa aiemman tutkimuksen kanssa (Kallio et al. 1971). Pihlajalla ja männyllä suhde on käänteisen unimodaali, eli niillä on selkeä optimalue, jonka ulkopuolella sekä korkeammat että matalammat arvot vaikuttavat esiintymiseen negatiivisesti. Pihlajalla teoriaan mukaan keskeisimmät kasvupaikat ovat lämpimiä ja valoisia, mutta voi kasvaa myös varjoisammassa paikassa, kunhan se on kostea (Oksanen et al. 1995, Mäkinen et al. 2011). Mahdollisesti siis säteilyn vaikutus jää kosteuden vaikutuksen alle. Säteilyn määrän lisääntymisen negatiivinen vaikutus puulajien esiintymiseen ei vaikuta ekologisesti järkevältä, sillä valon määrä on kasveille fysiologinen perustarve. Onkin mahdollista, että muutamat äärihavainnot vaikuttavat aineistossa niin voimakkaasti, että mallinnustulos on epävarma. Säteily kuitenkin on mallinnusmenetelmissä lähes kaikissa malleissa ja kaikille lajeille merkitsevä muuttuja. Voi olla, että tutkimusalueella säteilyn määrä joko korreloi jonkin mallin ulkopuolisen muuttujan kanssa tai vaikuttaa muuten negatiivisesti

muiden ympäristöolosuhteiden, kuten ravinteiden saatavuuden kanssa, jolloin säteilyä on mahdollista saada liikaa.



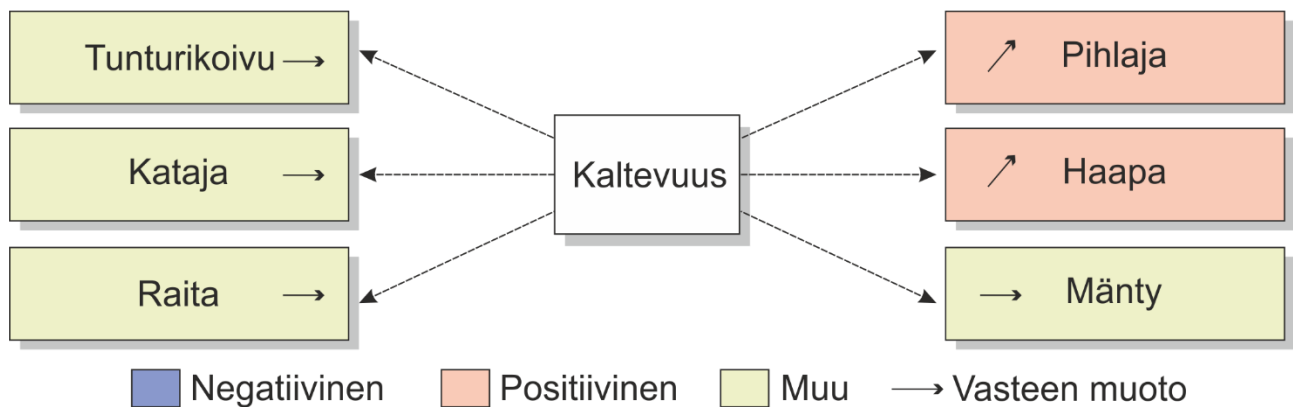
Kuva 54. Säteilyn vaikutukset puulajien esiintymisen todennäköisyyteen.

Lämpötilan vaste on männyllä erittäin positiivinen, eli männyn optimikesälämpötilaa ei saavuteta tässä mallissa, mikä on aiemmankin tutkimuksen perusteella erittäin todennäköistä (Kallio et al. 1971, Helama 2011, Sormunen et al. 2011, kuva 55). Katajalla sen sijaan optimi kesän lämpötila on noin 9 °C, jota korkeammat lämpötilat vaikuttavat katajan esiintymiseen negatiivisesti. Pihlajalla, raidalla ja tunturikoivulla nousevan lämpötilan vaikutus on positiivinen, joskin se saturoituu noin 10 °C, mikä on linjassa aiemman tutkimuksen kanssa (Mäkinen et al. 2011, Väre & Partanen 2012). Haavalla vaikutus on myös positiivinen, mutta saturoituu. Kesälämpötilojen kohoamisesta hyötyvät eniten mänty ja tunturikoivu, joista varsinkin männyllä potentiaalinen esiintymisalue kasvaa eksponentiaalisesti. Tutkimuslajeista katajalla on kaikista voimakkain negatiivinen reaktio lämpötilojen nousuun, jolloin katajan potentiaalinen levinneisyysalue jopa pienenee nykyisestä. Haavalla on GAM-mallissa myös negatiivista reaktiota lämpötilan nousuun, mikäli lämpötila nousee liikaa. Vähäinen lämpötilan nousu lisäisi haavan esiintymisen todennäköisyyttä, mutta liiallinen lämpö ei olisi yhtä hyvä, joskin kuitenkin suotuisampi kuin nykyinen. Tämä eroaa Sormusen tutkimusryhmän (2011) mallinnuksesta, jossa haavan leviäminen olisi todennäköisempää ja kynnyksarvo leviämiselle 11,7 °C eli korkeampi kuin tässä tutkimuksessa.



Kuva 55. Lämpötilan vaikutukset puulajien esiintymisen todennäköisyyteen.

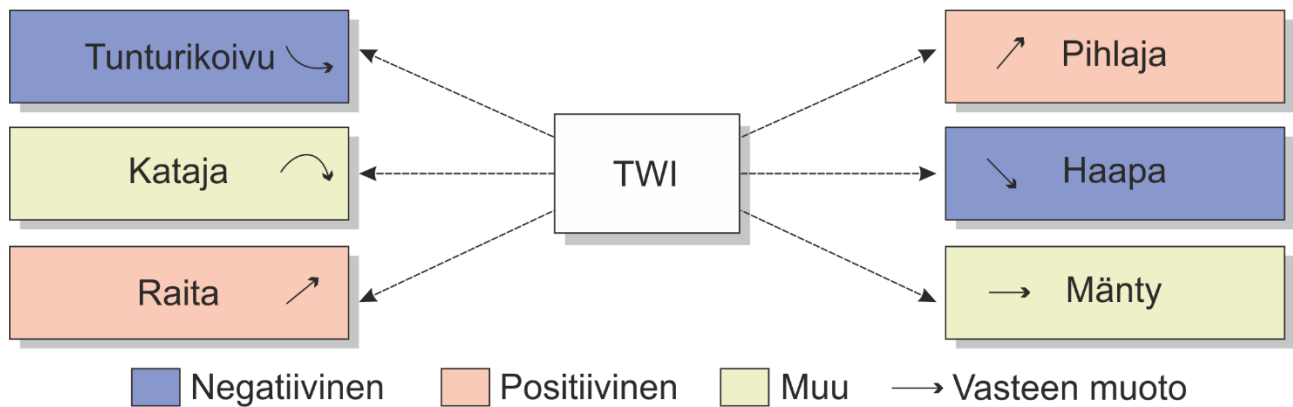
Kaltevuudella on positiivinen vaikutus pihlajan ja haavan esiintymisen todennäköisyyteen, kuten myös aiemmissa tutkimuksissa on havaittu (Kallio & Mäkinen 1975, Mäkinen et al. 2011, kuva 56). Katajalla ja raidalla kaltevuus ei vaikuta tai on varovaisen positiivinen. Männyllä kaltevuuden vaikutus esiintymiseen todennäköisyyteen on negatiivinen. Tunturikoivulla kaltevuus ei juurikaan vaikuta esiintymiseen. Kaltevuuden merkitys puulajeille on sinänsä välillistä, sillä rinteen kaltevuus vaikuttaa muihin ympäristömuuttujiin, kuten säteilyyn, maaperän kosteuteen ja massaliikuntoprosessien todennäköisyyteen, jotka ovat kasveille merkittävämpiä ympäristömuuttujia.



Kuva 56. Kaltevuuden vaikutukset puulajien esiintymisen todennäköisyyteen.

Pihlaja ja raita esiintyvät todennäköisemmin korkeamman TWI:n alueella eli ne viihtyvät kosteammassa, kuten myös aiemmissa tutkimuksissa on havaittu (Kallio & Mäkinen 1975, Oksanen et al. 1995, Mäkinen et al. 2011, Väre & Partanen 2012, kuva 57). Haapa ja tunturikoivu esiintyvät todennäköisemmin matalamman TWI:n alueella eli viihtyvät kuivemmassa. Tunturikoivulla tämä tosin riippuu kasvumuodosta, ja voikin olla, että mallit antavat kuivemman todennäköisemmäksi kasvupaikaksi, koska tunturikoivun monirunkoinen kasvumuoto on tutkimusalueella yleisempi (Kallio & Mäkinen 1978, Oksanen et al. 1995). Männyllä kosteus ei vaikuta tai on lievästi

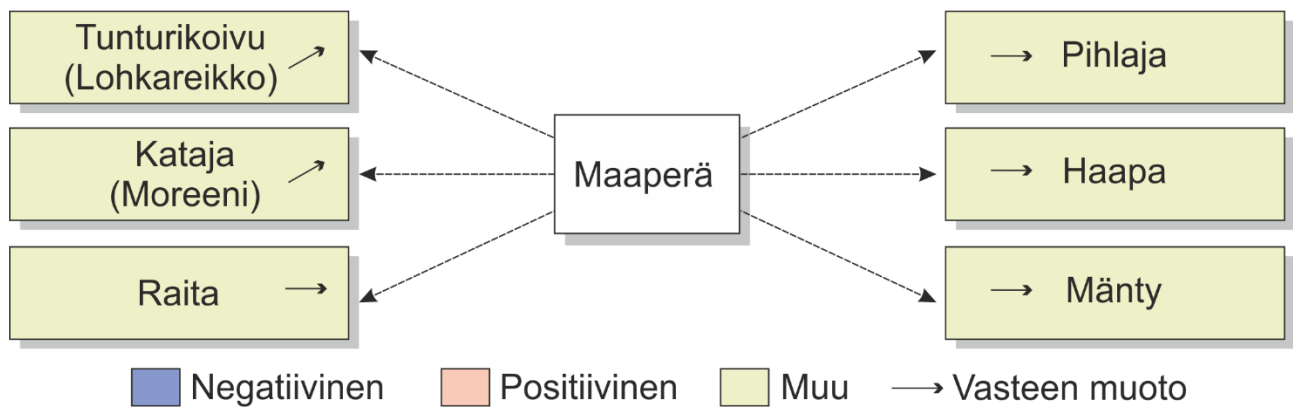
negatiivinen, eli mäntykin viihtyy hieman kuivemmassa. Katajalla kosteuden vaikutus on unimodaali, eli sillä on selkeä optimikosteus, jota kuivemmassa tai kosteammassa se ei viihdy, joka tukee aiempaa teoriaa katajan viihtymisestä hieman kosteammilla paikoilla painanteissa ja purojen läheisyydessä (Kallio et al. 1971).



Kuva 57. TWI:n vaikutukset puulajien esiintymisen todennäköisyyteen.

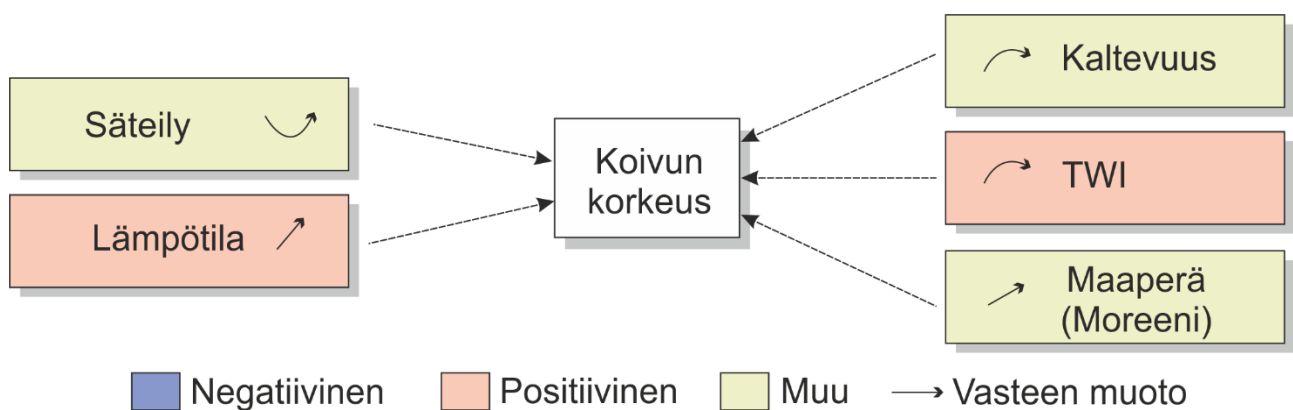
Maaperällä ei ole havaittavaa vaikutusta pihlajaan, haapaan eikä raitaan (kuva 58). Pihlajalle keskeisimmät kasvualueet kirjallisuudessa ovat hiekka ja kivikko, jos kosteus riittää (Oksanen et al. 1995, Mäkinen et al. 2011). Myös raita kirjallisuudessa suosii hiekkaisia paikkoja (Kallio & Mäkinen 1975). Männylläkään vaikutus ei ole suuri, mutta hiekka on hieman muita otollisempi, kirjallisuudessa sen sijaan männyn on raportoitu suosivan pohjoisessa moreenia (Kallio et al. 1971). Katajalle suotuisin maaperä tässä tutkimuksessa on moreeni, mutta aiemmin sen on havaittu kasvavan hiekkaisilla alueilla (Kallio et al. 1971). Käytettyjen mallinnusmenetelmien perusteella tunturikoivun esiintymiselle kaikista otollisen maaperä on lohkareikko. Maaperän vaikutus puulajien esiintymiseen tilastollisin tunnusluvuin (selitysaste, mallin sisäinen merkitsevyys, tilastollinen merkitsevyys) on pieni tai lähes olematon, mutta varsinkin binarisoiduissa levinneisyysennusteissa on joillakin lajeilla, kuten tunturikoivulla, havaittavissa yhteneväisyyttä tiettyjen maaperä luokkien kanssa. Varsinkin lohkareikon positiivinen vaikutus tunturikoivikon esiintymisen todennäköisyyteen on ekologisesti epätodennäköistä, sillä lohkareikko ei tarjoa ravinteita tai juurtumipaikkoja.





Kuva 58. Maaperän vaikutus puulajien esiintymisen todennäköisyyteen.

Säteilyn vaikutus tunturikoivun korkeuteen on käänteisen unimodaali, eli korkeudelle ovat optimaalisimpia tietyn säteilyn alueet (kuva 59). Lämpötilan vaikutus tunturikoivun korkeuteen on positiivinen siten, ettei se edes saturoidu tutkimusaineistolla. Näillä mallinnusmenetelmillä lämpimämmät kesät lisääisivät tunturikoivun kasvua, mikä on varsin todennäköistä ottaen huomioon tunturikoivun ekologian (esim. Odland et al. 1996). Kaltevuuden vaikutus tunturikoivun korkeuteen on positiivinen, mutta saturoituu siten että aivan jyrkimmillä alueilla ei kuitenkaan kasva korkeimmat tunturikoivut. Tunturikoivut kasvavat todennäköisemmin korkeammiksi kosteammalla maaperällä kuin kuivemmalla, mikä on hyvin todennäköistä, sillä riittävä kosteus parantaa kasvua. Lisäksi yksirunkoiset ja korkeammiksi kasvavat tunturikoivut viihtyvät paremmin kosteilla paikoilla. Tunturikoivun korkeudelle kaikista suotuisin maaperä on moreeni, joskin aineistossa saattaa olla vinoumaa, koska suurin osa tunturikoivun korkeushavainnoista on moreenilta.



Kuva 59. Ympäristömuuttujien vaikutus tunturikoivun korkeuteen.

## 6.2 Levinneisyysmuutokset

Lajien välillä on selkeitä eroja niiden reagoinnissa ilmastonmuutokseen ja sen eri skenaarioihin. Tunturikoivun levinneisyysalue tulee kaikissa skenaarioissa kasvamaan ja mitä lämpimämpää sitä suurempi on ennustettu levinneisyysalue. Muissa tutkimuksissa on saatu samankaltaisia tuloksia

tunturikoivun levinneisyysalueen laajenemisesta, tosin yhdessä tutkimuksessa kaikista suurin lämpötilan nousu pienensi tunturikoivun potentiaalista levinneisyysaluetta (Sormunen et al. 2011). Raidalle ennustetaan myös molemmissa malleissa todennäköisen levinneisyysalueen kasvua huomattavasti nykyisestä. Männyn levinneisyysalueen ennustetaan kasvavan kaikissa ilmastoskenaarioissa molemmilla malleilla. Kaikista suurimmat levinneisyysalueen koon kasvut ovat tunturikoivulla ja männyllä, kuten muissakin tutkimuksissa on ennustettu (Sormunen et al. 2011). Pihlajan potentiaalinen levinneisyysalue kasvaa myös molempien menetelmien myötä, joskin mallien välillä on eroja siinä, miten laajalle alueelle pihlajaa ennustetaan alueiden koon erojen ollessa jopa 30 %. Haavalla kahden ensimmäisen ilmastoskenaarion myötä GAM:issa pinta-alat kasvavat, mutta lämpimimmällä ennusteella potentiaalinen levinneisyysalue on pienempi kuin kahdella viileämmällä, joten GAM:in mukaan haavan optimaalinen lämpötila on juuri tässä välissä ja näkyy alueellisesti. Haavan GBM antaa kuvan, että haavan potentiaalinen esiintymisalue kasvaa kaikissa skenaarioissa.

Puulajeilla on kaikilla yhtenevä vaste ilmastonmuutosskenaarioiden vaikutuksessa esiintymisen maksimikorkeuksiin: ne tulevat kaikilla lajeilla kasvamaan. Kaikilla lajeilla maksimiesiintymiskorkeudet kasvavat jokaisen ilmastoskenaarion myötä siten, että lämpimimmässä skenaariossa on korkein maksimi. Ainoastaan katajalla myös minimikorkeus kasvaa yhdessä mallissa, kun muilla lajeilla esiintymiskorkeus muuttuu laajemmaksi. Tämä on hyvin linjassa sen kanssa, että tundran pensastumisen myötä puulajien levinneisyysalueiden sekä esiintymiskorkeuksien oletetaan kasvavan (Myers-Smith et al. 2011).

Tunturikoivulla erottuvat GBM:ssä turpeiset alueet ja erityisen kosteat paikat, GAM:ssa lähinnä vesistöt ja tunturien huiput. Molemmat mallit ennustavat koivun alueen radikaalia kasvua nykyisestä. Todennäköisyysennusteissa ei ole havaittavissa erityisen suuria eroja mallien välillä. Ennusteiden todennäköisyydet ovat suunnilleen yhtä suuria. GBM ei ennusta tuntureiden huipuille missään kohti ja näyttää ottavan TWI:n paremmin huomioon. GAM:ssa lohkareiset alueet korostuvat erittäin todennäköisiksi esiintymispaikoiksi. Vastekäyrät vaikuttavat olevan melko hyvin toisiaan vastaavat, lämpötila saturoituu molemmissa samoissa lukemissa, säteilyllä on laskeva vaikutus ja laji esiintyy todennäköisemmin kuivemmassa kuin kosteammassa. Kaltevuuden vaikutus näyttäisi siltä, että kaltevampi on positiivisempi verrattuna GAM:iin, jossa tasainen vaikuttaa positiivisesti ja jyrkkä negatiivisesti, joskin epävarmuusalue on hyvin laaja jyrkimpien havaintojen vähäisyydestä johtuen. Maaperäluokat vaikuttavat GAM:ssa siten, että lohkareikko ja kallio saavat aikaan positiivisen vasteen, joka selkeästi eroaa muista maaperäluokista. GBM:ssä ne erottuvat myös hieman positiivisempina kuin muut, mutta eivät yhtä merkittävästi.

Katajalla on merkittävin ero mallinnusmenetelmien välillä koko tutkimuksessa. Binarisoidussa ennusteessa GAM:lla katajan levinneisyysalue pienenee lähes olemattomiin kaikissa ilmastoskenaarioissa ja katajaa ei ennusteta nykyiselle levinneisyysalueelle missään niistä. GBM:ssä taas katajan levinneisyysalue kasvaa säilyttäen osittain myös nykyisiä alueitaan. Jääkin hieman epäselväksi kasvaako potentiaalinen levinneisyysalue nykyisestä vai ei. Erot binarisoiduissa tuloksissa voivat johtua binarisointimenetelmästä siten, että katajan kynnsarvo osuu juuri sille alueelle, jolla katajalla on todennäköisyysennusteissa melko tasaisen todennäköisyyden alue. Todennäköisyysennusteissa katajan nykyennusteet näyttävät melko samalta ja todennäköisyysasteikkokin on sama, joskin GBM:ssä korostuvat enemmän rinteet ja levinneisyyden raja-alueet. GAM:ssa suurimman todennäköisyyden alueet pienenevät jatkuvasti ja aiempi esiintymisalue poistuu todennäköisyydestä ilmastoskenaarioiden myötä. GBM:ssä lähes koko alueella katajan esiintyminen on epätodennäköistä, mutta mahdollista ja todennäköisimmät esiintymät ovat tuntureiden huippujen tienoilla. Katajalla on kaikista pienin selityssaste mallien ja lajien välillä, joten voi olla, että mallinnuksessa käytetyt muuttujat eivät tavoita sitä, mikä olisi katajalle olennaista vaihtelun todennäköisemmän mallinnuksen kannalta. Katajan levinneisyysennuste näyttää lähes päinvastaiselta kuin tunturikoivun eli mahdollisesti tunturikoivua ja katajaa ei esiinny samoilla alueilla. Tunturikoivu pärjää valtapuuna katajaa paremmin, mutta yksittäisiä yksilöitä on havaittu myös koivumetsässä. Kataja ei toisaalta ole ekologiaaltaan sellainen, että se muodostaisi metsiä ja onkin pohjoisissa oloissa kasvumuodoltaan lähinnä pensasta. Lisäksi lumiolosuhteet rajoittavat katajan kasvua tundralla.

Raidalla GAM-mallin binaarinen ennuste on melko yhtenäinen: raitaa ei ennusteta turvealueille eikä kivikoille. GBM tunnistaa osin samoja alueita, mutta jättää lisäksi kuivat alueet pois. Raidan todennäköisyysennusteissa erot eri mallien välillä eivät ole kovin suuria. GAM:ssa korostuvat erityisesti jokilaaksot ja muuten kosteat alueet. Lähes samat alueet korostuvat myös GBM:ssä, mutta lisänä on pohjoiseen avautuvia rinteitä. Levinneisyyksien todennäköisyydet vaihtelevat: GAM:lla maksimi on 0,8 ja GBM:llä maksimi on 0,6. Raidalla molempien mallinnusmenetelmien vastekäyrät ovat enimmäkseen samansuuntaisia: ainut eroava on kaltevuus joka GBM:ssä on tasainen suora, kun GAMissa se on nouseva.

Pihlajalla GAM ennustaa melko tasaista leviämistä lähes kaikkialle, paitsi turpeisille alueille. GBM taas ennustaa todennäköisimmiksi paikoiksi rinteitä ja kosteita alueita. Pihlajan todennäköisyysennusteissa GAM pitää todennäköisempänä pihlajan leviämistä lähes koko alueelle ja erityisesti lämpimiin jokilaaksoihin ja varsinkin RCP8.5 lähes kaikkialle. GBM sen sijaan ennustaa pihlajaa koko ajan laajemmalle alueelle, mutta sen todennäköisyys on hyvin pieni kaikkialla paitsi

kosteimmilla alueilla. Pihlajalla lämpötilan vastekäyrä GAM:ssa on kohtisuoraan nouseva, kun taas GBM:ssä se satureituu noin 9,5 °C:ssa ja kääntyy laskuun. Säteily, TWI ja kaltevuus ovat molemmissa saman suuntaisia. Maaperä ei vaikuta suuntaan tai toiseen kummassakaan mallissa vastekäyrien perusteella, mutta silti levinneisyysennusteissa se näkyy tiettyjen maalajien kohdalla epätodennäköisempänä esiintymisenä.

Haavan GAM ennustaa sille laajempia alueita kuin GBM, mutta varsinkin nykyisyysennuste antaa GBM:ssä aivan liian pohjoisia esiintymisalueita. Tulevaisuus näyttää molemmilla mahdolliselta. Haavalla on RCP4.5 (GAM) on laajempi kuin 2.6 ja 8.5, ja 2.6 myös laajempi kuin 8.5. GBM:ssä kaikissa skenaarioissa on kasvua. Todennäköisyysennusteissa molemmat mallit ennustavat varsin maltillisia ja paikoittaisia todennäköisimpiä esiintymisalueita, jotka molemmilla menetelmillä vaihtavat paikkaa eri skenaarioilla. GBM ennustaa säännönmukaisesti etelään avautuville rinteille, GAM:lla vaihtelee. Vastemuuttajat näyttävät vaikuttavan samalla tavalla mallien välillä, paitsi kaltevuus, joka GBM:ssä saa maksiarvon noin 30 asteessa kun GAM:ssa se on tasainen. Haavan esiintymisen korkeus on jo maastohavainnoissa ylittänyt aiempien tutkimuksien 130 m mpy (Ryvarden 1969) jopa 300 metrillä, joten on hyvin todennäköistä että sen esiintymiskorkeuden ennusteet ovat mahdollisia.

Männyllä binaarinen GAM-ennuste on pirstaleisempi kuin GBM. GAM näyttäisi tunnistavan jonkin maaperäluokan ja kaikista kosteimmat alueet, kun GBM ennustaa mäntyä lähes mihin tahansa. Todennäköisyysennusteissa on todella radikaaleja eroja, GAM ennustaa männylle yli 0,8 todennäköisyyttä kaikkiin alaviin jokilaaksoihin jo RCP 2.6:lla ja RCP 8.5:lla koko alue on jo täyttä mäntymetsää. GBM taas ennustaa laajemmalle alueelle, mutta huomattavasti pienemmillä todennäköisyyksillä sillä maksimiarvo on 0,2. Vastekäyrissä on selkeitä eroja mallinnusmenetelmien välillä, joista näkyy, että GBM:ssä on aineistoon sovittumisen vuoksi todella selkeät kynnysarvot lämpötilalle ja säteilylle. Toisaalta vastaavasti GAM:n epävarmuusalueista on tulkittavissa, että tarkasteltava aineisto on kohtalaisen pieni. Lämpötilan vaste on GBM:ssä paljon korkeampi kuin GAM:ssa, joka näyttää lähes satureituvan. GBM:ssä kaltevuuden ja TWI:n vaste on vaikutukseltaan lähinnä olematon, kun taas GAM:ssa liian suuri kaltevuus sekä TWI vaikuttavat negatiivisesti.

GAM ennustaa tunturikoivun korkeuden muutosta suhteessa ilmastonmuutosskenaarioihin siten, että tunturikoivun korkeus muuttuu, mutta esiintymisalue pysyy samana. GBM-malli sen sijaan ennustaa tunturikoivun korkeuden pysyvän koko ajan samana mutta esiintymisalueiden muuttuvan. GBM-ennusteissa tunturikoivun korkeus ei missään skenaariossa ylitä nykyisiä tunturikoivun korkeuksia tutkimusalueella, kun taas GAM:ssa tunturikoivun maksimikorkeus nousee jopa 25 metriin. Todennäköisyys sille, että tunturikoivu kasvaisi alueella edes 20 metriä korkeaksi on melko pieni

johtuen tunturikoivun perimästä, jossa alueella vallitsevat monirunkoiset kasvumuodot tuskin pystyvät niin korkeiksi kasvamaan (liite 1). GAM:ssa korkeuden vaste lämpötilaan on lähes pystysuoraan nouseva käyrä, jonka seurauksena tunturikoivun korkeuden ennustetaan kasvavan merkittävästi ilmaston lämmitessä siten, että lämpimimmässä skenaariossa myös puut ovat korkeimpia. GBM:ssä lämpötilan vaste sen sijaan saturoituu noin 10,5 °C:ssa mikä voi selittää sen, että tunturikoivun korkeus ei kasva lämpötilan kasvaessa vaan esiintymisalue muuttuu. Säteily eroaa mallien välillä: GAM:ssa se on käänteisen unimodaali eli lisääntyvän säteilyn määrä vaikuttaisi tunturikoivun korkeuteen negatiivisesti noin 400 kwh/m<sup>2</sup> asti, kunnes sen jälkeen vaikuttaisi positiivisesti. GAM:ssa maaperän luokka vaikuttaa enemmän kuin GBM:ssä ja kaikista otollisin luokka on moreeni. GBM:ssä vaikutus noin 400 kwh/m<sup>2</sup> asti on negatiivinen, sitä ennen neutraali ja noin 500 kwh/m<sup>2</sup> jälkeen positiivinen. GAM ennustaa korkeimpia tunturikoivuja niille alueille jokilaaksoihin, joilla nykyisin tavataan kaikista korkeimmat koivut. GBM tunnistaa nämä alueet nykyisyyden ennusteissa, mutta tulevaisuuden ennusteissa kaikista korkeimpien tunturikoivujen ennustetaan esiintyvän Rastigaisan ja Geidnogaisan rinteillä, jotka ovat ekologisen teorian pohjalta melko epätodennäköisiä alueita. Korkeusmallien evaluoinnissa korrelaation avulla GBM:n korrelaatiot ovat korkeampia kuin GAM:n, eli eri ristiinvalidointikierrosten tulokset muistuttavat toisiaan enemmän. GAM:lla pienin arvo on 0,11 joka tarkoittaa, että opetusaineiston pohjalta tehty korkeusmalli ei korreloi lähes yhtään mallin ulkopuolelle jätetyn evaluointiaineiston kanssa. GBM-malleissa korrelaatioarvot ovat suurempia ja vaihteluväli on pienempi eli GBM-malli on tällä aineistolla luotettavampi ennustaja.

### 6.3 Mallinnusmenetelmien väliset erot

Tutkimuksessa käytetyistä mallinnusmenetelmistä GBM sai parempia arvoja sekä selitysasteissa, AUC:ssa että korrelaatioissa kuin GAM (kuvat 51 ja 52, taulukko 2). GAM mallien AUC-arvoissa on suurta vaihtelua eri lajien välillä: kataja ja haapa saavat keskimääräisesti muita huonompia arvoja ja männyn AUC-arvot vaihtelevat voimakkaasti. GBM:n AUC-arvot sen sijaan ovat kaikilla malleilla 0,15 sisällä toisistaan ja mallien AUC-arvot ovat parempia pienemmällä määrällä havaintoja, erityisesti männyllä. Tämä voi johtua siitä, että GAM käyttää lineaarisia riippuvuuksia, jolloin sen on keskiarvoistettava vasteita. GBM taas sovittuu lähtöaineistoon, jolloin on mahdollista, että pienemmällä aineistolla on mahdollista poimia juuri ne muutamien kasviyksilöiden kasvupaikoissa korreloivat tekijät. Suuremmassa lajin sisäisessä havaintomäärässä on enemmän vaihtelua (esim. liite säteily tai lpt, jossa haapa on hyvin tiukka ja koivu todella laaja-alainen). Ekolokeroiden selkeys ja esiintymisalueiden pienuus erityisesti pihlajalla, haavalla ja männyllä vaikuttanee siihen, että ne mallintuvat paremmin kuin generalistisemmat tunturikoivu ja kataja (Luoto et al. 2005).

Taulukko 2. Mallien selityssasteen molemmilla mallinnusmenetelmillä. GBM-mallit saavat parempia selityssasteita kaikilla lajeilla paitsi männyllä.

	GAM	GBM
Tunturikoivu	36,80 %	38,70 %
Kataja	20,80 %	24,50 %
Raita	29,90 %	38,10 %
Pihlaja	33,50 %	42,40 %
Haapa	43,90 %	49,60 %
Mänty	52,30 %	51,20 %
Tunturikoivun korkeus	14,60 %	17,40 %

Binarisoiduissa levinneisyssennusteissa GAM:ien tuottamat kartat ovat alueiltaan varsin tasaisia, kun taas GBM-ennusteet ovat enemmän mosaiikkimaisia esiintymisen ja esiintymättömyyden alueita. Tämä voi olla seurausta siitä, että GAM sovittaa kolmella vapausasteella korkeintaan kolmannen asteen yhtälöitä, kun taas GBM sovittuu aineistoon lähtökohtaisesti eri tavalla aineistoa enemmän mukailleen. Aineistoon sovittavuuden takia GBM voi tunnistaa levinneisyyteen vaikuttavia tekijöitä, joita GAM ei välttämättä tunnista. Esimerkiksi raidan binaarisissa levinneisyssennusteissa (kuvat 33 ja 35) GAM näyttää ennustavan, että raitaa ei esiintyisi tietyillä maaperäluokilla, vaikka vastekäyrien tarkastelussa maaperällä ei ole vaikutusta. GBM tunnistaa nämä samat alueet, mutta sen lisäksi huomattavan määrän muita alueita, joille raitaa ei ennusteta esiintyvän.

#### 6.4 Tulosten luotettavuuden tarkastelu

Tilastollisen luotettavuuden tarkastelun osalta mallit ja ennusteet olivat keskimääräisesti hyviä, paitsi männyllä, jolla pieni havaintomäärä aiheuttaa väkisinkin virhettä mallinnukseen. Tilastollisten menetelmien lisäksi aineiston luotettavuuteen vaikuttavat kuitenkin myös monet muut tekijät. Kenttämenetelmissä on mahdollista tuottaa vinoutunut aineisto useammallakin tavalla, esimerkiksi jos koeasetelma ei kata kaikkien tutkittavien lajien koko levinneisyysaluetta, kuten katajalla ja koivulla mahdollisesti on. Lisäksi mahdollisia virheitä ovat GPS-paikantimen häiriöt, jolloin sijainti tallentuu väärin, tallennusvirheet eli jotain on tallennettu vääräksi lajiksi sekä haasteet lajintunnistuksessa, erityisesti helposti risteytyvien pajujen sekä tunturikoivun ja vaivaiskoivun välillä. Tutkimusasetelmassa myöskin tarkasteltiin varsin isoja yksiköitä 500 m x 500 m ruuduilla, kun puulajien esiintyminen voi vaihdella huomattavan paljon jo kymmenien metrien alueella. Erityisesti koivun osalta olisi voinut olla tarpeellista kartoittaa lähellä metsänrajaa olevia alueita tarkemmin, mutta se ei tämän tutkimuksen puitteissa ollut mahdollista. Myös sattumasta johtuvat



seikat, kuten hankalat sääolosuhteet, eli sumu ja näkyvyyttä haitannut sade, sekä valittu reitti vaikuttivat siihen, miten puulajeja havaittiin maastossa.

Aineistot on koostettu useiden eri ihmisten keräämistä aineistoista, jotka on kaikki tallennettu paperilta, jolloin prosessissa voi tulla näppäilyvirheitä. Lisäksi aineistosta on poistettu alueen ulkopuolisia ja sellaisia havaintoja, joista ei voitu tietää mitä ne olivat. Tunturikoivun korkeusaineistoon voi mahdollisesti aiheuttaa harhaa se, että mitatuista tunturikoivuista valittiin vain kaikki mediaanit eikä kaikkien puiden korkeuksia. Mikäli kaikkia korkeuksia olisi käytetty, olisi yhteen pisteeseen tullut valtavasti havaintoja, joka olisi ylikorostanut sen pisteen muuttujien merkitystä mallinnuksessa, koska mitattujen puiden lukumäärä vaihteli 1 ja 21 välillä koealoittain. Sijaintiaineisto sen sijaan haluttiin pitää mahdollisimman käsittelemättömänä, vaikka joidenkin äärimmäisten outliereiden poistaminen olisi saattanut parantaa mallinnusten varmuutta. Tämä voisi poistaa sitä, että säteilyn vaikutus lähes kaikkiin tutkimuslajeihin on negatiivinen, koska sillä on yksi havainto erittäin pimeässä paikassa. Tämä olisi kuitenkin ollut ylimääräistä aineiston manipulointia, jota haluttiin välttää.

Mallinnukseen varmuuteen liittyy keskeisesti se, että muuttujat valittiin ekologisen teorian pohjalta (kuva 1) muutamista vaihtoehtoista ja niiden ainut arviointimenetelmä ennen mallien tuottamista oli multikollineaarisuuden tarkastelu. Kasveille tärkeisiin ympäristömuuttujiin vedoten valittiin todennäköisesti keskeiset tekijät (esim. Sormunen et al. 2011, Mod & Luoto 2016). Tarkoituksena oli kuitenkin pitää mallinnusmenetelmät kohtalaisen yksinkertaisina, minkä vuoksi malleihin ei valittu kaikkia mahdollisia selittäviä muuttujia. Esimerkiksi talviolosuhteet ovat tundralla tärkeitä kasvien levinneisyyteen vaikuttavia tekijöitä ja erityisesti katajalla lumi käytännössä määrää lajin levinneisyyden. Tulosten esittämisessä ennusteet päätettiin binarisoida käyttäen sensitiivisyyden ja spesifisyyden maksimoivan algoritmin laskemia kynnyksarvoja. Käyttämällä eri algoritmia, esimerkiksi kappa-arvon maksimoivaa, tulokset voisivat näyttää todella erilaisilta.

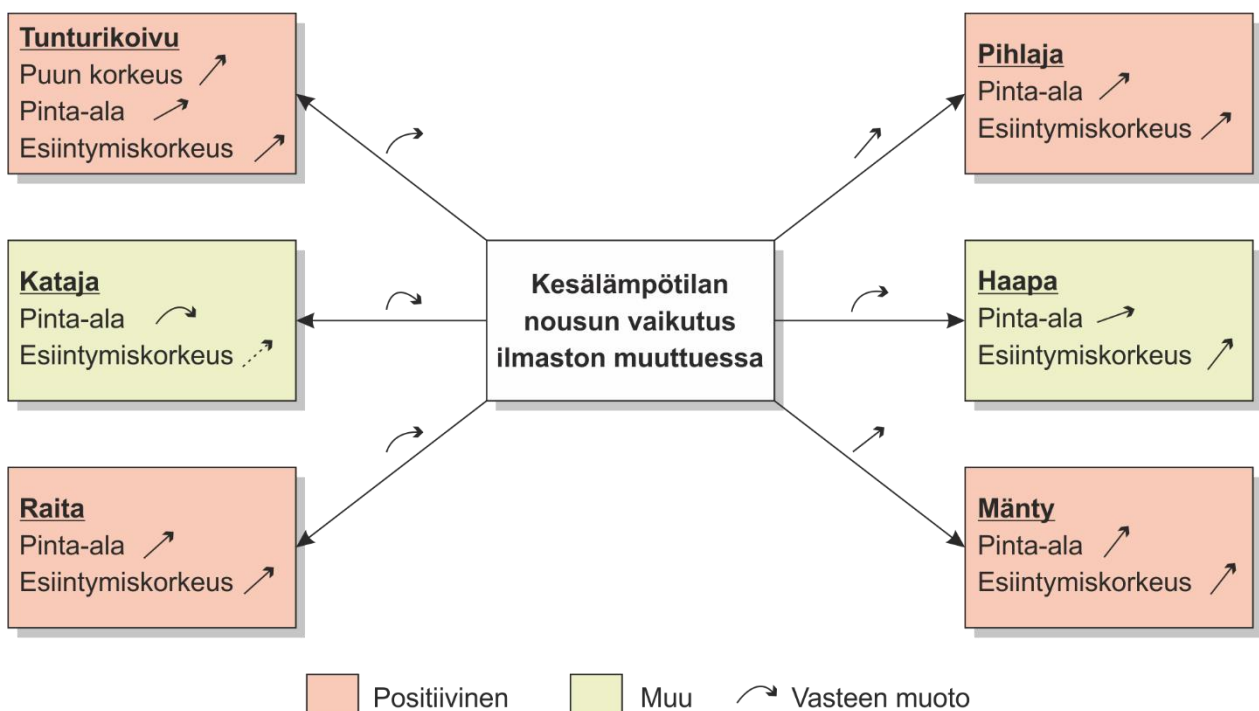
Tämän työn ilmastonmuutosennusteissa huomioidaan vain kesälämpötilan muutos, koska se osuu kasvukauteen ja on siten kasveille tärkeä. Esimerkiksi paikalliset sademäärät ja siten talven lumiolosuhteet saattavat myös muuttua ilmastonmuutoksen myötä, mutta niiden ennustaminen on huomattavasti epävarmempaa kuin lämpötilan, eikä tässä tutkimuksessa ole mitään havaintoja oikeasta kosteudesta alueella.

Yksi merkittävä asia, mitä tutkimuksessa ei otettu huomioon ollenkaan on bioottiset tekijät: herbivoria ja dispersaali. Herbivoria varmasti vaikuttaa lajien levinneisyyteen alueelle, etenkin jos tulee mittariperhosten massaesiintymä tai porot syövät kaikki taimet. Lisäksi pohjoisella alueella

lisääntyminen ja siemententuotto on todella hidasta kaikilla lajeilla, joten on epätodennäköistä, että lajit mitenkään ehtisivät noin 30 vuodessa leviämään kovin pitkälle, vaikka ympäristöolosuhteet olisivatkin siellä suotuisia. Toisaalta tämä tutkimus keskittyykin ainoastaan lajien potentiaalisten levinneisyysalueiden mallintamiseen käyttäen lajien havaittuja ekolokeroita, eikä edes yritä ennustaa missä todellisuudessa kasvaa mitään puulajia 30 vuoden kuluttua.

## 7. Johtopäätökset

Tutkimuksen perusteella kaikkien tutkittujen puulajien esiintymisessä tulee tapahtumaan muutoksia ilmastonmuutoksen seurauksena, sillä kesän keskilämpötila on näille lajeille merkittävä ympäristömuuttuja. Keskimääräinen trendi on potentiaalisten esiintymisalueiden pinta-alojen kasvu sekä esiintymiskorkeuden laajeneminen (kuva 60). Muista ympäristömuuttujista vaikuttavia olivat säteilyn määrä ja maaperän kosteus, kun taas rinteiden kaltevuus ja maaperän luokka olivat vähemmän merkittäviä. Tutkimuslajeista tunturikoivulla, raidalla, pihlajalla ja männyllä kesälämpötilojen nousu vaikuttaa ainoastaan esiintyvyyttä lisäävästi, mikä on linjassa aiempien tutkimusten kanssa (Sormunen et al. 2011). Haavalla on eroja eri mallien ja skenaarioiden välillä, mutta keskimääräinen suuntaus on kohti laajempaa levinneisyyttä. Haapa on tutkimuksen maastohavaintojen perusteella jo levinnyt aiempaa 1970-luvun levinneisyyttään korkeammalle (Ryvarden 1969, Kallio & Mäkinen 1975), joskin esiintyy yhä yksittäisinä yksilöinä. Katajalla on tutkimuslajeista epävarmin vaste ilmaston muuttumiseen, sillä toisella menetelmällä sen potentiaalinen levinneisyysalue kutistuu huomattavasti.



Kuva 60. Kesälämpötilan nousun vaikutus puulajien potentiaalisten levinneisyysalueiden pinta-alaan ja esiintymiskorkeuteen sekä tunturikoivun puun korkeuteen. Kesän keskilämpötila oli kaikille lajeille merkitsevä ja tärkeä muuttuja. Positiivinen vaste tarkoittaa kohoavien lämpötilojen lisäävän puulajin esiintymistä kaikilla skenaarioilla ja malleilla. Muu tarkoittaa, että mallien ja skenaarioiden välillä on eroja eikä vaikutus ole yhtenäinen ja selkeä. Katajalla esiintymiskorkeus siirtyy kokonaisuudessaan ylemmäs, kun muilla lajeilla esiintymiskorkeuden minimi pysyy samana ja maksimi kasvaa.

Näiden puulajien potentiaalisten levinneisyysalueiden kasvu sekä esiintymiskorkeuden muutos lisäänee tundran pensastumista alueella, kun puuvartiset lajit leviävät uusille alueille ja suuren

kokonsa ansiosta pärjäävät paremmin. Lajit myös leviävät pohjoisemmaksi ja korkeammalle kuin aiemmin ja tunturikoivu kasvaa korkeammaksi. Näin ollen alueella tulee tapahtumaan pensastumisen kaikkia muotoja: puulajien levinneisyysalueen ja esiintymiskorkeuden muutosta sekä puuyksilöiden koon kasvua (Myers-Smith et al. 2011, 2015). Nämä puulajit, erityisesti tunturikoivu ja kataja, ovat hyvin yleisiä pohjois-Fennoskandiassa ja todennäköisesti niiden potentiaaliset levinneisyysalueet tulevat muuttumaan myös muilla samankaltaisilla alueilla. Näin ollen koko pohjoisen pallonpuoliskon alueella havaittu vihertymisen trendi jatkunee (Sturm et al. 2001). Samalla arktis-alpiiniset ympäristöt vaarantuvat kun näiden lajien muodostama pensasmainen puuraja jatkaa siirtymistään kohti pohjoisempia ja korkeampia esiintymisalueita (Virtanen et al. 2010, Myers-Smith & Hik 2017).

On kuitenkin huomioitava, että vaikka potentiaaliset levinneisyysalueet kasvavat merkittävästi mallien ennusteissa eivät todelliset levinneisyydet välttämättä kasva yhtä merkittävästi ennustetulle ajanjaksolle. Tähän vaikuttaa erityisesti lajien elinkierto ja dispersaalityky, sillä niitä ei ole huomioitu mallinnuksessa. Lisäksi herbivoria, erityisesti porot, voivat toimia vastavoimana pensastumiselle (Virtanen et al. 2010). Tulevaisuudessa olisi kiinnostavaa tutkia lajien esiintymiskuvan muutosta ottaen huomioon ympäristömuuttujien lisäksi talviolosuhteet sekä bioottisia tekijöitä kuten lajien välinen kilpailu. Lisäksi eri puulajien korkeuden muutosta ja jakautumista maisemassa olisi mahdollista tutkia huomattavasti nykyistä tarkemmalla mittakaavalla hyödyntämällä esimerkiksi droneja kaukokartoituksessa.

## 8. Kiitokset

Haluan kiittää työni ohjaajia Miska Luotoa ja Henri Riihimäkeä hyvästä ja kärsivällisestä ohjauksesta koko useampivuotisen graduprosessin aikana. Kiitokset Pekka Niittyselle Rastigaisan ympäristöaineistoista ja Juha Aallolle ilmastonmuutosskenaarioista. Lisäksi kiitokset myös kaikille muille Rastigaisan kasvillisuuskartoituksiin osallistuneille ja koko BioGeoClimate Labille kaikesta mahdollisesta avusta!

Kiitos Helsingin Ympäristön ystävien rahastolle sekä Geotieteiden ja maantieteen laitokselle graduun saadusta taloudellisesta tuesta. Lämmin kiitos Kevon tutkimusaseman henkilökunnalle huolenpidosta kenttätöiden aikana.

Erityiskiitos ninjaparilleni Tuuli Rissaselle, joka oli korvaamaton tuki ja työpari gradun kaikissa vaiheissa. Kiitokset myös Panu Lammille ja Arttu Paarlahdelle auttamisesta aina tarvittaessa. Viimeisimpänä kiitokset Sami Kivelle ja isälleni Pauli Kainulaiselle sekä muulle perheelleni siitä, että he ovat mahdollistaneet täysipäiväisen opiskeluni kuluneiden vuosien aikana.

- Aas, B. & T. Faarlund (2001). The Holocene history of the Nordic mountain birch belt. *Teoksessa: Wielgolaski, F. (2001). Man and the biosphere series 27: Nordic Mountain Birch Ecosystems: 5–22.* The Parthenon Publishing Group.
- Ackerman, D., Griffin, D., Hobbie, S. & J. C. Finlay (2016). Arctic shrub growth trajectories differ across soil moisture levels. *Global Change Biology* 23: 4294–4302.
- Araújo, M. B. & M. Luoto (2007). The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global ecology and Biogeography* 16: 743–753.
- Araújo, M. B. & A. T. Peterson (2012). Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology*, 93: 1527–1539.
- Aune, S. Hofgaard, A. & L. Söderström (2011). Contrasting climate and land-use-driven tree encroachment patterns of subarctic tundra in northern Norway and the Kola Peninsula. *Canadian Journal of Forest Research* 41: 437–449.
- Austin, M. P. & K. P. Van Niel (2011). Improving species distribution models for climate change studies: variable selection and scale. *Journal of Biogeography* 38: 1–8.
- Bivand, R., Keitt, T., Rowlingson, B., Pebesma, E., Sumner, M., Hijmans, R., Rouault, E., Warmerdam, F., Ooms, J. & C. Rundel (2019). Bindings for the ‘Geospatial’ Data Abstraction Library. *R-package rgdal 1.4-3*
- Bryn, A. & K. Daugstad (2001). Summer farming in the subalpine birch forest. *Teoksessa: Wielgolaski, F. (toim.) (2001). Man and the biosphere series 27: Nordic Mountain Birch Ecosystems: 307–315.* The Parthenon Publishing Group, New York. London.
- Bråthen, K. A., Gonzalez, V. T. & N. G. Yoccoz (2018). Gatekeepers to the effects of climate warming? Niche construction restricts plant community changes along a temperature gradient. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 30: 71–81.
- Bylund, H. & K. Nordell (2001). Biomass proportion, production and leaf nitrogen distribution in a polycormic mountain birch stand (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*) in northern Sweden. *Teoksessa: Wielgolaski, F. toim (2001). Man and the biosphere series 27: Nordic mountain Birch Ecosystems: 115–126.* The Parthenon Publishing Group. New York, London.
- Callaghan, T., Crawford, R., Eronen, M., Hofgaard, A., Payette, S., Rees, W., Skre, O., Sveinbjörnsson, B., Vlassova, T. & B. Werkman (2002). The Dynamics of the Tundra-Taiga Boundary: An Overview and Suggested Coordinated and Integrated Approach to Research. *Ambio* 12: 3–5.
- Carlsson, B. A. & T. V. Callaghan (1991). Positive Plant Interactions in Tundra Vegetation and the Importance of Shelter. *Journal of Ecology* 79:4: 973–983.
- Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., Dufresne, J.-L., Fichet, T., Friedlingstein, P., Gao, X., Gutowski, W.J., Johns, T., Krinner, G., Shongwe, M., Tebaldi, C., Weaver, A.J. & M. Wehner, (2013). Long-term Climate Change: Projections, Commitments and Irreversibility. *Teoksessa: Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia Y., Bex, V. & P.M. Midgley (toim.) Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Elith, J., Leathwick, J. R. & T. Hastie (2008). A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* 77: 802–813.
- Epstein, H. E., Walker, M. D., Chapin III, F. S. & A. M. Starfield, (2000). A transient, nutrient-based model of arctic plant community response to climatic warming. *Ecological Applications*, 10(3): 824–841.

- Forbes, B. C., Macias Fauria, M. & P. Zetterberg (2010). Russian Arctic warming and 'greening' are closely tracked by tundra shrub willows. *Global Change Biology* 16: 1542–1554.
- Forbes, B. C., Tolvanen, A., Laine, K. & F. E. Wielgolaski (2005). Rates and Processes of Natural Regeneration in Disturbed Habitats. *Teoksessa: Wielgolaski, F. E. (2005). Ecological Studies 180: Plant Ecology, Herbivory, and Human Impact in Nordic Mountain Birch Forests*: 194–202. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Fraser, R. H., Lantz, T. C., Olthof, I., Kokelj, S. V. & R. A. Sims (2014). Warming-Induced Shrub Expansion and Lichen Decline in the Western Canadian Arctic. *Ecosystems* 17: 1151–1168.
- Freeman, E. (2012). Presence-Absence Model Evaluation. *R-package PresenceAbsence 1.1.9*
- Gough, L., Bass, H. & J. R. McLaren (2015). Effects of increased soil nutrients on seed rain: a role for seed dispersal in the greening of the Arctic? *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 47: 27–34.
- Greenwell, B., Boehmke, B., Cunningham, J. & GBM Developers (2019). Generalized Boosted Regression Models. *R-package gbm 2.1.5*
- Guisan, A., Edwards Jr, T. C. & T. Hastie (2002). Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological modelling* 157(2-3): 89–100.
- Guisan, A. & W. Thuiller (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters* 8: 993–1009.
- Guisan, A., Thuiller, W. & N. Zimmermann (2017). *Habitat suitability and distribution models: with applications in R*. Cambridge University Press.
- Hartmann, D.L., Klein Tank, A.M.G., Rusticucci, M., Alexander, L.V., Bronnimann, S., Charabi, Y., Dentener, F.J., Dlugokencky, E.J., Easterling, D.R., Kaplan, A., Soden, B.J., Thorne, P.W., Wild, M. & P.M. Zhai, 2013: Observations: Atmosphere and Surface. *Teoksessa: Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia Y., Bex, V. & P.M. Midgley (toim.) Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Haukioja, E. & J. Heino (1974). Birch consumption by reindeer (*Rangifer tarandus*) in Finnish Lapland. *Reports from the Kevo Subarctic Research Station* 11: 22–25. Forssan kirjapaino oy, Forssa.
- Heikkinen, R. K., Luoto, M., Araújo, M. B., Virkkala, R., Thuiller, W. & M. T. Sykes (2006). Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography* 30:6: 751–777.
- Helama, S. (2011). Climate and Scots pine tree-rings in Utsjoki-Kevo district (North-East Finnish Lapland) during the 20<sup>th</sup> century, with special emphasis on mid-summer connexions. *Reports from the Kevo Subarctic Research Station* 24: 129–138. Uniprint Suomen Yliopistopaino Oy. Turku.
- Helle, T. (2001). Mountain birch forests and reindeer husbandry. *Teoksessa: Wielgolaski, F. (toim.) (2001). Man and the biosphere series 27: Nordic Mountain Birch Ecosystems*: 279–291. The Parthenon Publishing Group, New York. London.
- Hijmans, R. J., van Etten, J., Sumner, M., Cheng, J., Bevan, A., Bivand, R., Busetto, L., Canty, M., Forrest, D., Ghosh, A., Goliher, D., Gray, J., Greenberg, J. A., Hiemstra, P., Institute for Mathematics Applied Geosciences, Karney, C., Mattiuzzi, M., Mosher, S., Nowosad, J., Pebesma, E., Lamiguiero, O. P., Racine, E., Rowlingson, B., Shortridge, A., Venables, B. & R. Wueest (2019). Geographic Data Analysis and Modeling. *R-package raster 2.9-5*



- Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J. & J. Elith (2017). Species Distribution Modeling. *R-package dismo 1.1-4*
- Hollesen, J., Buchwal, A., Rachlewicz, G., Hansen, B. U., Hansen, M. O., Stecher, O. & B. Elberling (2015). Winter warming as an important co-driver for *Betula nana* growth in western Greenland during the past century. *Global Change Biology* 21: 2410–2423.
- Holtmeier, F.-K. (2005) Change in the timberline ecotone in northern Finnish Lapland during the last thirty years. *Reports from the Kevo Subarctic Research Station* 23: 97–113. Digipaino, Turun yliopisto. Turku.
- Jia, G. & H. Epstein (2003). Greening of arctic Alaska, 1981–2001. *Geophysical Research Letters* 30 (20), 2067: 1–4.
- Kallio, P., Laine, U. & Y. Mäkinen (1971). Vascular flora of Inari Lapland. 2. Pinaceae and Cupressaceae. *Reports from the Kevo Subarctic Research Station* 8: 73–100. Auraprint oy.
- Kallio, P. & J. Lehtonen (1973). Birch forest damage caused by *Oporinia autumnata* (Bkh.) in 1965–66 in Utsjoki, N Finland. *Reports from the Kevo subarctic research station* 10: 55–69 Turun yliopistopaino, Turku, Auraprint oy.
- Kallio, P. & Y. Mäkinen (1975). Vascular flora of Inari Lapland. 3. Salicaceae. *Reports from the Kevo Subarctic Research Station* 12: 66–105. Forssan kirjapaino oy, Forssa.
- Kallio, P. & Y. Mäkinen (1978). Vascular flora of Inari Lapland. 4. Betulaceae. *Reports from the Kevo Subarctic Research Station* 14: 38–63. Forssan kirjapaino oy, Forssa.
- Karlsson, P. S., Weih, M. & C. Borg (2005). Mountain Birch Growth in Relation to Climate and Herbivores. *Teoksessa: Wielgolaski, F. E. (2005). Ecological Studies 180: Plant Ecology, Herbivory, and Human Impact in Nordic Mountain Birch Forests: 71–86. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.*
- Karlsson, P. S. & F. E. Wielgolaski (2005). Synthesis Section 1: A Dynamic Forest in a Changing Environment. *Teoksessa: Wielgolaski, F. E. (2005). Ecological Studies 180: Plant Ecology, Herbivory, and Human Impact in Nordic Mountain Birch Forests: 117–122. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.*
- Kirtman, B., Power, S.B., Adedoyin, J.A., Boer, G.J., Bojariu, R., Camilloni, I., Doblas-Reyes, F.J., Fiore, A.M., Kimoto, M., Meehl, G.A., Prather, M., Sarr, A., Schar, C., Sutton, R., van Oldenborgh, G.J., Vecchi, G., and H.J. Wang, 2013: Near-term Climate Change: Projections and Predictability. *Teoksessa: Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia Y., Bex, V. & P.M. Midgley (toim.) Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.*
- Lenoir, J., Gégout, J. C., Marquet, P. A., de Ruffray, P. & H. Brisse (2008). A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science* 320: 1768–1771.
- le Roux, P. C., Aalto, J. & M. Luoto (2013). Soil moisture's underestimated role in climate change impact modelling in low-energy systems. *Global Change Biology* 19: 2965–2975.
- Luoto, M., Pöyry, J., Heikkinen, R. K. & K. Saarinen (2005). Uncertainty of bioclimate envelope models based on the geographical distribution of species. *Global Ecology and biogeography*, 14(6): 575–584.
- Magnússon, S. H. & B. Magnússon (2001). Effect of enhancement of willow (*Salix* spp.) on establishment of birch (*Betula pubescens*) on eroded soils in Iceland. *Teoksessa: Wielgolaski, F. (toim.) (2001). Man and the biosphere series 27: Nordic Mountain Birch Ecosystems: 317–329. The Parthenon Publishing Group, New York. London.*

- Marmion, M., Parviainen, M., Luoto, M., Heikkinen, R. K. & W. Thuiller (2009). Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions* 15: 59–69.
- Martin, A. C., Jeffers, E. S., Petrokofsky, G., Myers-Smith, I. & M. Macias-Fauria (2017). Shrub growth and expansion in the Arctic tundra: an assessment of controlling factors using an evidence-based approach. *Environmental Research Letters* 12: 2–13.
- Meier, K.-D., Thannheiser, D., Wehberg, J. & V. Eisenmann (2005). Soils and Nutrients in Northern Mountain Birch Forests: A Case Study from Finnmarksvidda, Northern Norway. *Teoksessa: Wielgolaski, F. E. (2005). Ecological Studies 180: Plant Ecology, Herbivory, and Human Impact in Nordic Mountain Birch Forests*: 19–33. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Mod, H. K. & M. Luoto (2016). Arctic shrubification mediates the impacts of warming climate on changes to tundra vegetation. *Environmental Research Letters* 11: 1–10.
- Moen, J., Cairns, D. & C. Lafon (2008). Factors structuring the treeline ecotone in Fennoscandia. *Plant Ecology & Diversity* 1: 77–87.
- Moeslund, J. E., Arge, L., Böcher, P. K., Dalgaard, T., Ejrnaes, R., Odgaard, M. V. & J.-C. Svenning (2013). Topographically controlled soil moisture drives plant diversity patterns within grasslands. *Biodiversity and Conservation* 22: 2151–2166.
- Müller-Wille, L., Eikjok, L. & D. Thannheiser (2001). People and birch: the sami perception of the environment and its sustainability. *Teoksessa: Wielgolaski, F. (toim.) (2001). Man and the biosphere series 27: Nordic Mountain Birch Ecosystems*: 369–376. The Parthenon Publishing Group, New York. London.
- Myers-Smith, I. H., Elmendorf, S.C., Beck, P.S.A., Wilmking, M., Hallinger, M., Blok, D., Tape, K.D., Rayback, S.A., Macias-Fauria, M., Forbes, B.C., Speed, J.D.M., Boulanger-Lapointe, N., Rixen, C., Lévesque, E., Schmidt, N.M., Baittinger, C., Trant, A.J., Hermanutz, L., Collier, L.S., Dawes, M.A., Lantz, T.C., Weijers, S., Jørgensen, R.H., Buchwal, A., Buras, A., Naito, A.T., Ravolainen, V., Schaepman-Strub, G., Wheeler, J.A., Wipf, S., Guay, K.C., Hik, D.S. & M. Vellend (2015). Climate sensitivity of shrub growth across the tundra biome. *Nature Climate Change* 5: 887–891.
- Myers-Smith, I., Forbes, B., Wilmking, M., Hallinger, M., Lantz, T., Blok, D., Tape, K., Macias-Fauria, M., Sass-Klaassen, U., Lévesque, E., Bourdeau, S., Ropars, P., Hermanutz, L., Trant, A., Collier, L., Weijers, S., Rozema, J., Rayback, S., Schmidt, N., Schaepman-Strub, G., Wipf, S., Rixen, C., Mégnard, C., Venn, S., Goetz, S., Andreu-Hayles, L., Elmendorf, S., Ravolainen, V., Welker, J., Grogan, P., Epstein, H. & D. Hilke (2011). Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters* 6: 1–14.
- Myers-Smith, I. & D. S. Hik (2017). Climate warming as a driver of tundra shrubline advance. *Journal of Ecology* 106: 547–560.
- Mäkinen, Y., Laine, U., Heino, S., Iso-Iivari, L. & J. Nurmi (2011). Vascular flora of Inari Lapland. 8. Rosaceae and Fabaceae. *Reports from the Kevo Subarctic Research Station* 24: 3–126. Uniprint Suomen Yliopistopaino Oy. Turku.
- Naimi, B. & M. B. Araújo (2016). Sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling. *Ecography* 39: 368–375.
- Naito, A. & D. Cairns (2011). Patterns and processes of global shrub expansion. *Progress in Physical Geography* 35: 423–442.
- Neuvonen, S., Bylund, H. & H. Tømmervik (2005). Forest Defoliation Risks in Birch Forest by Insects Under Different Climate and Land Use Scenarios in Northern Europe. *Teoksessa: Wielgolaski, F. E. (2005). Ecological Studies 180: Plant Ecology, Herbivory, and Human Impact in Nordic Mountain Birch Forests*: 125–138. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

- Neuvonen, S., Ruohomäki, K., Bylund, H. & P. Kaitaniemi (2001). Insect herbivores and herbivory effects on mountain birch dynamics. *Teoksessa: Wielgolaski, F. (toim.) (2001). Man and the biosphere series 27: Nordic Mountain Birch Ecosystems: 207–222.* The Parthenon Publishing Group, New York, London.
- Oksanen, L., Moen, J. & T. Helle (1995). Timberline pattern in northernmost Fennoscandia. Relative importance of climate and grazing. *Acta Botanica Fennica* 153: 93–105.
- Oksanen, L. & R. Virtanen (1995). Topographic, altitudinal and regional patterns in continental and suboceanic heath vegetation of northern Fennoscandia. *Acta Botanica Fennica* 153: 1–80.
- Oloffsson, J., Kitti, H., Rautiainen, P., Stark, S. & L. Oksanen (2001). Effects of summer grazing by reindeer on composition of vegetation, productivity and nitrogen cycling. *Ecography* 24: 13–24.
- Ovaska, J. A., Nilsen, J., Wielgolaski, F. E., Kauhanen, H., Partanen, R., Neuvonen, S., Kapari, L., Skre, O. & K. Laine (2005). Phenology and Performance of Mountain Birch Provenances in Transplant Gardes: Latitudinal, Altitudinal and Oceanity-Continentality Gradients. *Teoksessa: Wielgolaski, F. E. (2005). Ecological Studies 180: Plant Ecology, Herbivory, and Human Impact in Nordic Mountain Birch Forests: 97–115.* Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Pearson, R. G. (2007). *Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners. Synthesis.* American Museum of Natural History.
- Post, E., Forchhammer, M. C., Bret-Harte, M. S., Callaghan, T. V., Christensen, T. R., Elberling, B., Fox, A. D., Gilg, O., Hik, D. S., Høye, T. T., Ims, R. A., Jeppesen, E., Klein, D. R., Madsen, J., McGuire, A. D., Rysgaard, S., Schindler, D. E., Stirling, I., Tamstorf, M. P., Tyler, N. J. C., van der Wal, R., Welker, J., Wookey, P. A., Schmidt, N. M. & P. Aastrup (2009). Ecological Dynamics Across the Arctic Associated with Recent Climate Change. *Science* 325: 1355–1358.
- Ropars, P., Lévesque, E. & S. Boudreau (2015). How do climate and topography influence the greening of the forest-tundra ecotone in northern Québec? A dendrochronological analysis of *Betula glandulosa*. *Journal of Ecology* 103: 679–690.
- Rose, J. & G. P. Malanson (2012). Microtopographic heterogeneity constrains alpine plant diversity, Glacier National Park, MT. *Plant Ecology* 213: 955–965.
- Ryvarden, L. (1969). The vascular plants of the Rastigaissa area (Finnmark, Northern Norway). *Acta Borealia, A. Scientia* 26: 55–48.
- Skre, O. (2001). Climate change impacts on mountain birch ecosystems. *Teoksessa: Wielgolaski, F. (toim.) (2001). Man and the biosphere series 27: Nordic Mountain Birch Ecosystems: 343–357.* The Parthenon Publishing Group, New York, London.
- Sormunen, H., Virtanen, R. & M. Luoto (2011). Inclusion of local environmental conditions alters high-latitude vegetation change predictions based on bioclimatic models. *Polar Biology* 34: 883–897.
- Sturm, M., Racine, C. & K. Tape (2001). Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature* 411: 546–547.
- Sturm, M., Schimel, J., Michaelson, G., Welker, J. M., Oberbauer, S. F., Liston, G. E., Fahnestock, J. & V. E. Romanovsky (2005). Winter Biological Processes Could Help Convert Arctic Tundra to Shrubland. *BioScience* 55: 17–26.
- Sveinbjörnsson, B. (2001). Performance of mountain birch in relation to its treeline in the Torneträsk area, northern Sweden. *Teoksessa: Wielgolaski, F. toim (2001). Man and the biosphere series 27: Nordic Mountain Birch Ecosystems: 173–183.* The Parthenon Publishing Group, New York, London.
- Sveinbjörnsson, B., Kauhanen, H. & O. Nordell (1996). Treeline Ecology of Mountain Birch in the Torneträsk Area. *Ecological Bulletins* 45: 65–70.

- Tenow, O., Bylund, H. & B. Holmgren (2001). Impact on mountain birch forest in the past and the future of outbreaks of two geometrid insects. *Teoksessa: Wielgolaski, F. (toim.) (2001). Man and the biosphere series 27: Nordic Mountain Birch Ecosystems: 223–239. The Parthenon Publishing Group, New York. London.*
- Thannheiser, D., Tømmervik, H. & J. Wehberg (2005). The Vegetation Changes and Recent Impact on the Mountain Birch Forest During the Last 40 Years. *Teoksessa: Wielgolaski, F. E. (2005). Ecological Studies 180: Plant Ecology, Herbivory, and Human Impact in Nordic Mountain Birch Forests: 236–253. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.*
- Tolvanen, A., Forbes, B. C., Rytkönen, K. E., & K. Laine (2001). Regeneration of dominant plants after short-term pedestrian trampling in subarctic plant communities. *Teoksessa: Wielgolaski, F. (toim.) (2001). Man and the biosphere series 27: Nordic Mountain Birch Ecosystems: 359–368. The Parthenon Publishing Group, New York. London.*
- Tuszynski, J. (2014). Tools: moving window statistics, GIF, Base64, ROC AUC, etc. *R-package caTools 1.17.1.2*
- Tømmervik, H., Johansen, B., Riseth, J., Karlsen, S., Solberg, B. & K. Høgda (2009). Above ground biomass changes in the mountain birch forests and mountain heaths of Finnmarksvidda, northern Norway, in the period 1957–2006. *Forest Ecology and Management 257: 244–257.*
- Tømmervik, H., Wielgolaski, F. E., Neuvonen, S., Solberg, B. & K. A. Högda (2005). Biomass and Production on a Landscape Level in the Mountain Birch Forests. *Teoksessa: Wielgolaski, F. E. (2005). Ecological Studies 180: Plant Ecology, Herbivory, and Human Impact in Nordic Mountain Birch Forests: 53–70. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.*
- Vaarama, A. & T. Valanne (1973). On the taxonomy, biology and origin of *Betula tortuosa* Ledeb. *Reports from the Kevo subarctic research station 10: 70–84. Turun yliopistopaino, Turku. Auraprint oy.*
- Vaughan, D.G., Comiso, J.C., Allison, I., Carrasco, J., Kaser, G., Kwok, R., Mote, P., Murray, T., Paul, Ren, F. J., Rignot, E., Solomina, O., Steffen K. & T. Zhang, 2013: Observations: Cryosphere. *Teoksessa: Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia Y., Bex, V. & P.M. Midgley (toim.) Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.*
- Virtanen, R., Luoto, M., Rämä, T., Mikkola, K., Hjort, J., Grytnes, J.-A. & H. J. B. Birks (2010). Recent vegetation changes at the high-latitude tree line ecotone are controlled by geomorphological disturbance, productivity and diversity. *Global Ecology and Biogeography 19: 810–821.*
- Väre, H. (2001). Taxonomy and floristics of mountain birch woodlands. *Teoksessa: Wielgolaski, F. (2001) Man and the Biosphere series 27: Nordic Mountain Birch Ecosystems: 35–46. The Parthenon Publishing Group.*
- Väre, H. & R. Partanen (2012). *Suomen tunturikasvio. 256 s. Metsäkustannus Oy, Kariston Kirjapaino Oy, Hämeenlinna.*
- Wehberg, J., Thannheiser, D. & K.-D. Meier (2005). Vegetation of the Mountain Birch Forest in Northern Fennoscandia. *Teoksessa: Wielgolaski, F. E. (2005). Ecological Studies 180: Plant Ecology, Herbivory, and Human Impact in Nordic Mountain Birch Forests: 35–52. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.*
- Wielgolaski, F. & J. Nilsen (2001). Coppicing and growth of various provenances of mountain birch in relation to nutrients and water. *Teoksessa: Wielgolaski F. (toim) 2001: Man and the biosphere series 27: Nordic Mountain Birch Ecosystems: 77–92. The Parthenon Publishing Group. New York, London.*

- Wielgolaski, F. E. & M. Sonesson (2001). Nordic mountain birch ecosystems – a conceptual overview. *Teoksessa: Wielgolaski, F. (toim.) (2001). Man and the biosphere series 27: Nordic Mountain Birch Ecosystems: 377–384.* The Parthenon Publishing Group, New York. London.
- Wood, S. (2019). Mixed GAM Computation Vehicle with Automatic Smoothness Estimation. *R-package mgcv 1.8-28.*

## Liitteet

*Liite 1. Tunturikoivun ominaisuuksia eri tutkimuksissa.*

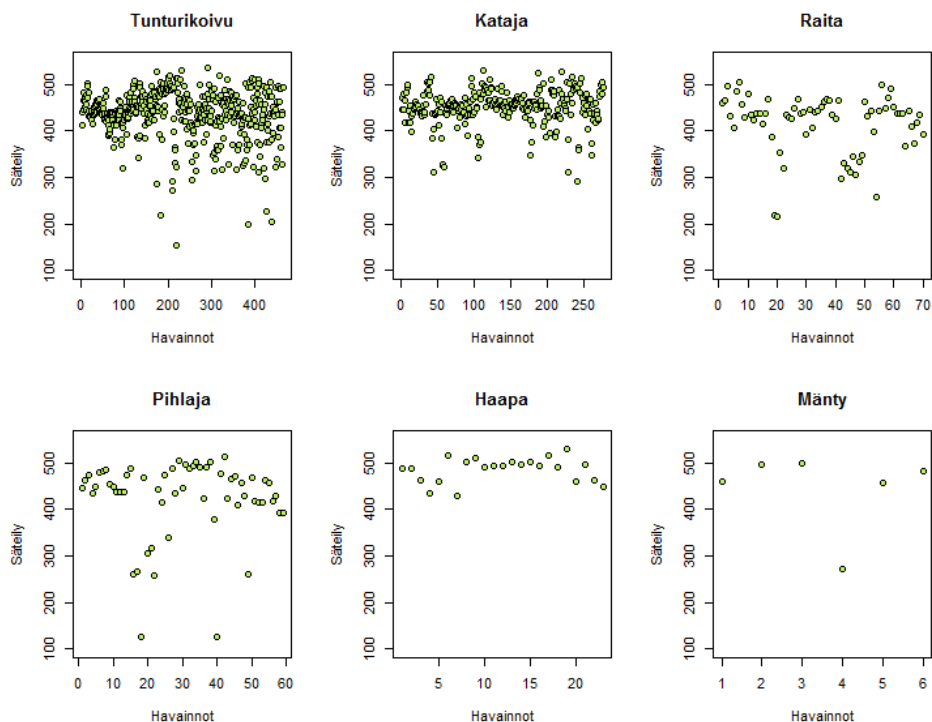
Koivun korkeus	Esiintyvyyden yläraja	Kasvu-muoto*	Kasvuympäristö	Maantieteellinen sijainti	Tutkimus
2-4 m			Jäkäläinen tunturi	Fennoskandian sisäosat, vuoret	Tömmervik et al. 2005
2-4 m		Poly		Utsjoki	Kallio & Mäkinen 1978
2-4 m	jopa 350 m mpy		Suojaisat paikat ja purojen varret	Utsjoki	Holtmeier 2005
2-4 m	500-550 m mpy			Torneträsk	Sveinbjörnsson 2001
2-4 m	350 m mpy			Utsjoki	Kallio & Mäkinen 1978
4-8 m			Sammaleinen tai ruohikkoinen metsä	Fennoskandia	Tömmervik et al. 2005
4-8 m	270 m mpy			Utsjoki	Kallio & Mäkinen 1978
4-8 m	alle 280 m mpy			Utsjoki	Holtmeier 2005
yli 8 m			Jokien varret	Utsjoki	Kallio & Mäkinen 1978
yli 8 m			Kostea laakso, eutrofinen maaperä	Mereiset osat Fennoskandiaa	Tömmervik et al. 2005
2-8 m	300-650 m mpy	Usein poly	Kangasmetsät, rannat	Suomen Lappi	Väre & Partanen 2012
korkea		Mono	Kostea paikka	Pohjois-Fennoskandia	Oksanen et al. 1995
matala		Poly	Kuiva sisämaa	Pohjois-Fennoskandia	Oksanen et al. 1995
Min 2 m**	400 m mpy		Rannikko, puuraja	Kautokeino-Alta	Meier et al. 2005
Min 2 m**	500 m mpy		Sisämaa, puuraja	Kautokeino-Alta	Meier et al. 2005
Min 2 m**	700 m mpy		Puuraja	Tromssa	Aas & Faarlund 2001
Min 2 m**	140 m mpy		Suojaisat laaksot	Finnmark	Aas & Faarlund 2001
Min 2 m**	500-600 m mpy		Puuraja	Enontekiö	Aas & Faarlund 2001
Min 2 m**	300 m mpy		Puuraja	Rastigaissa	Aas & Faarlund 2001

\*Kasvumuoto on ilmoitettu joko mono=yksirunkoinen tai poly=monirunkoinen.

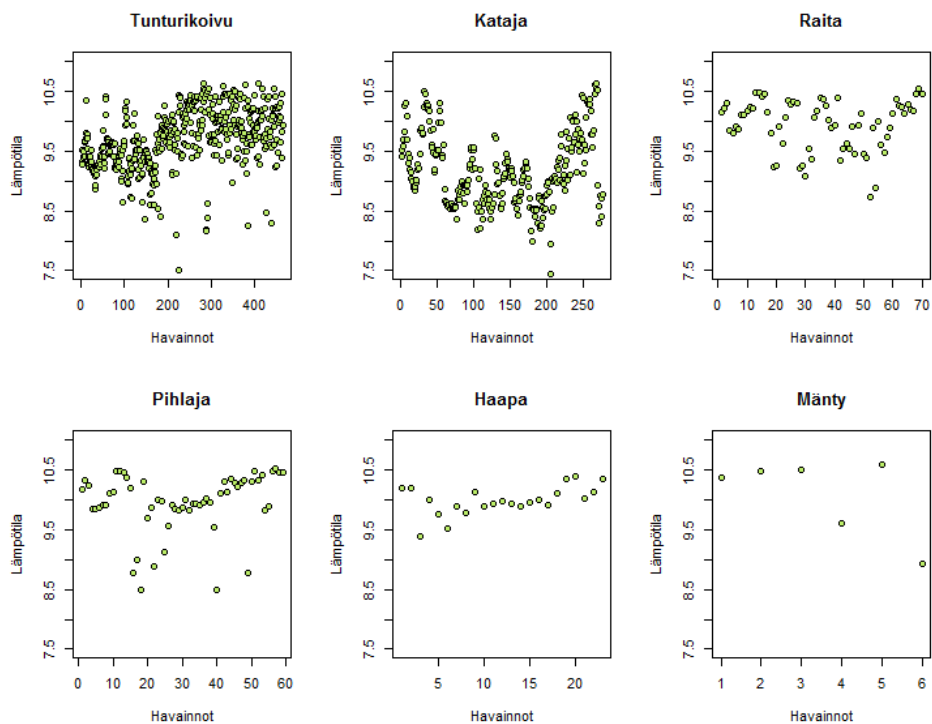
\*\*Tutkimuksessa ilmoitettu puurajan korkeus, joten puut ovat vähintään 2 metrisiä.



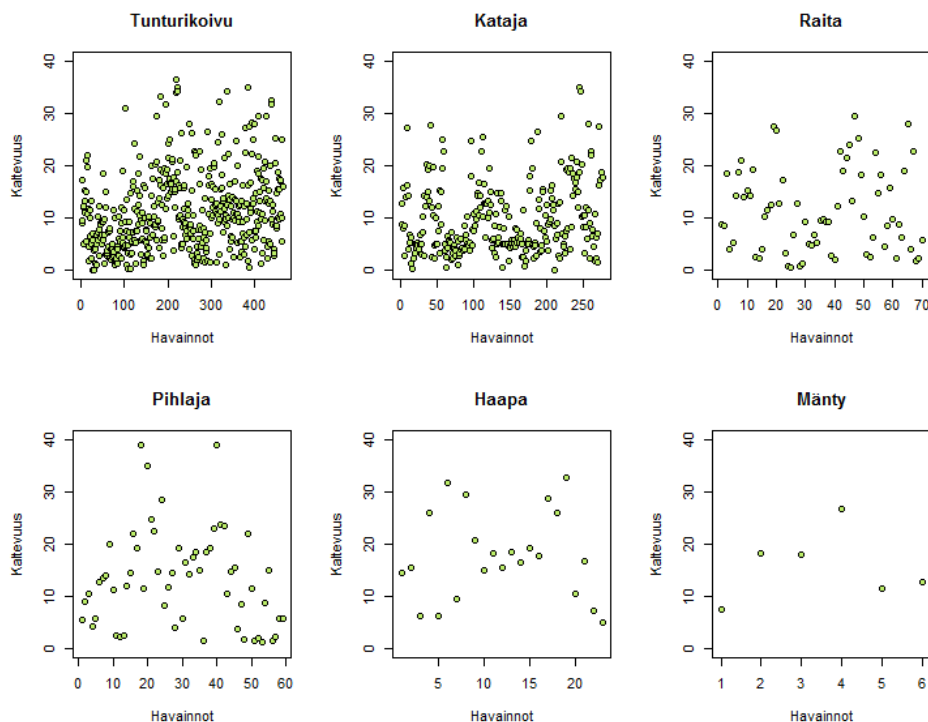
Liite 2. Puulajien havainnot suhteessa säteilyyn. Tunturikoivun vaihteluväli 154,7–535,3 on ja mediaani 443,0, katajan 293,1–530,5 ja mediaani 455,5, raidan 217,0–503,7 ja mediaani 435,7, pihlajan 126,0–511,9 ja mediaani 445,5, haavan 429,9–529,2 ja mediaani 492,7, männyn 271,9–498,1 ja mediaani 471,2.



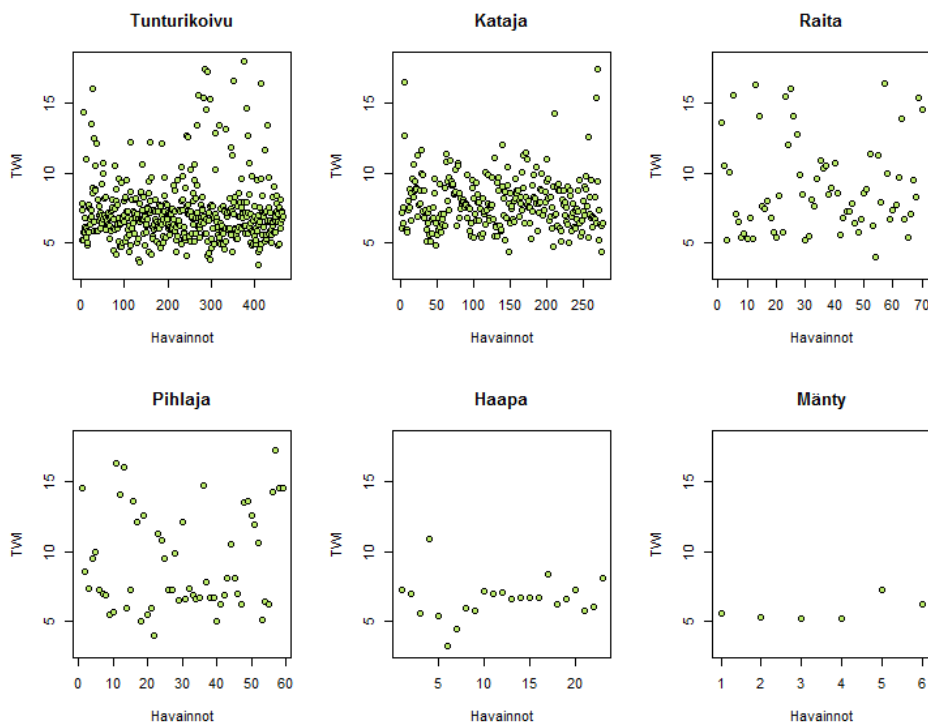
Liite 3. Puulajien havainnot suhteessa kesälämpötilaan. Tunturikoivun vaihteluväli 7,52–10,62 on ja mediaani 9,70, katajan 7,43–10,62 ja mediaani 7,65, raidan 8,73–10,53 ja mediaani 10,06, pihlajan 8,48–10,52 ja mediaani 9,98, haavan 9,40–10,39 ja mediaani 9,98, männyn 8,93–10,59 ja mediaani 10,42.



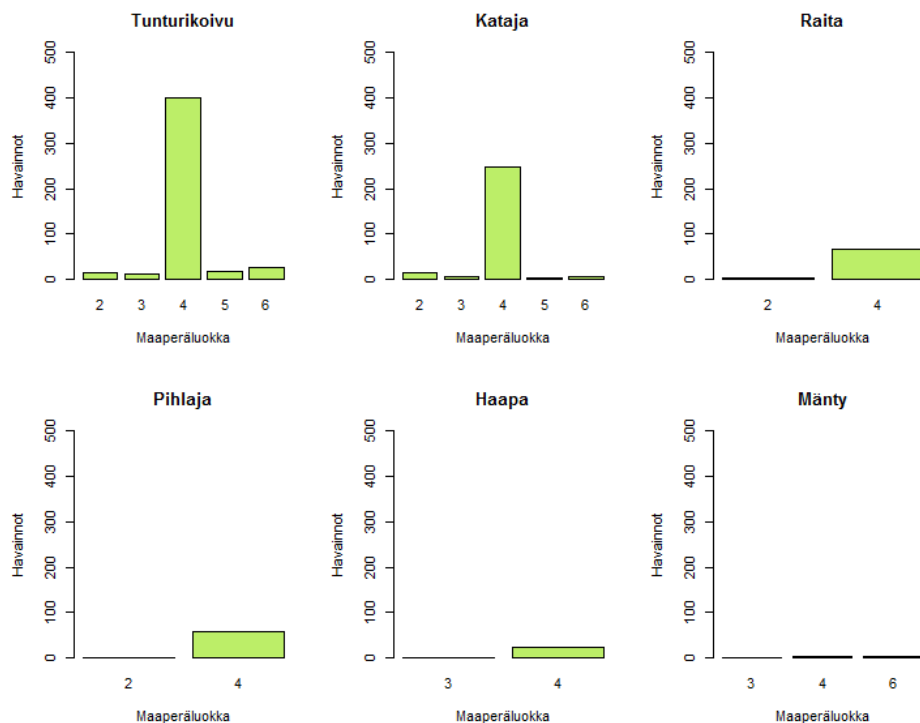
Liite 4. Puulajien havainnot suhteessa rinteiden kaltevuuteen. Tunturikoivun vaihteluväli on 0,07–45,45 ja mediaani 9,93, katajan 0,11–46,88 ja mediaani 7,67, raidan 0,64–29,44 ja mediaani 9,67, pihlajan 1,43–39,05 ja mediaani 12,85, haavan 4,99–32,64 ja mediaani 16,74, männyn 7,57–26,67 ja mediaani 15,49.



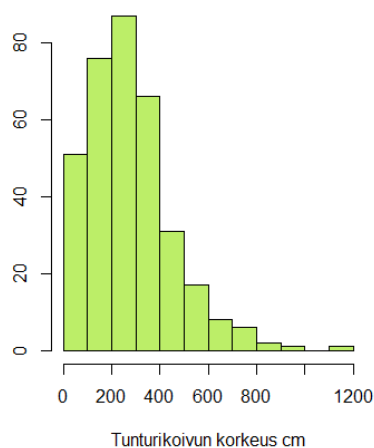
Liite 5. Puulajien havainnot suhteessa maaperän kosteuteen mitattuna TWI:llä. Tunturikoivun vaihteluväli 3,46–17,95 on ja mediaani 6,76, katajan 4,35–17,44 ja mediaani 7,65, raidan 3,95–16,36 ja mediaani 8,05, pihlajan 3,95–17,25 ja mediaani 7,31, haavan 3,24–10,93 ja mediaani 6,64, männyn 5,16–7,27 ja mediaani 5,42.



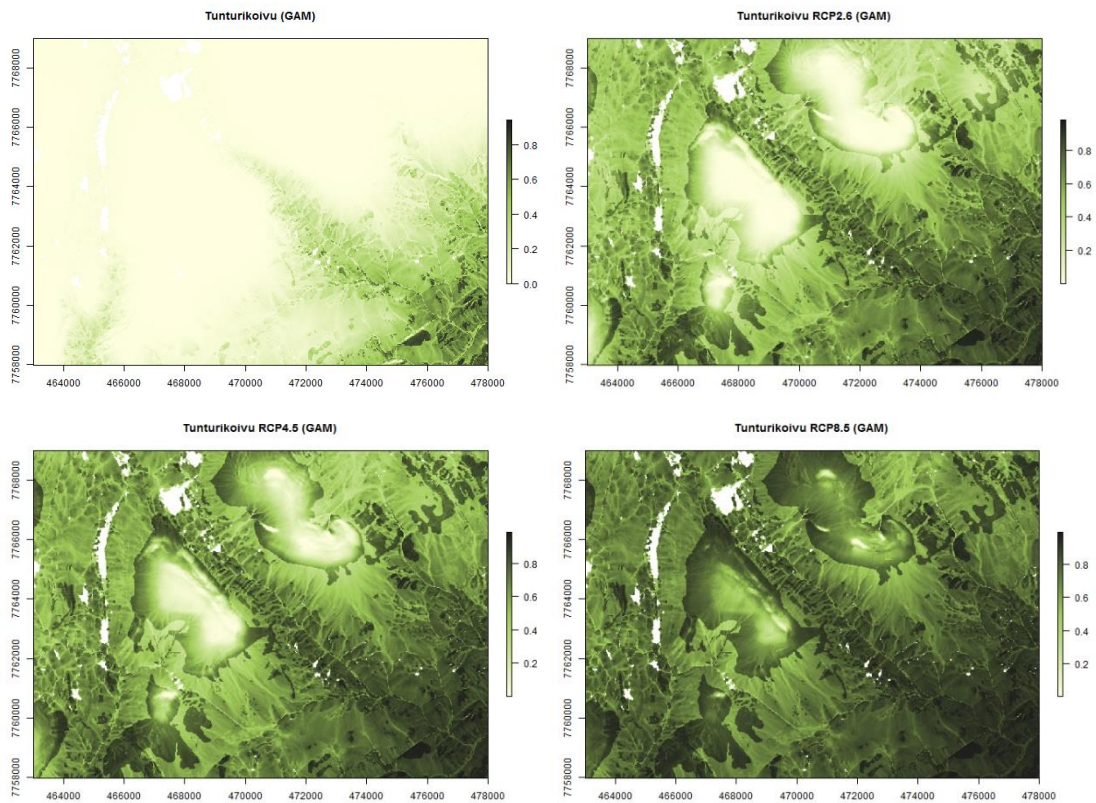
Liite 6. Puulajien havainnot maaperäluokittain: 2=turve, 3=jokisedimentit, 4=moreeni, 5=kivikko, 6=kallio. Tunturikoivulla on 399 havaintoa moreenilta, 27 kalliolta ja alle 20 kaikkialta muualta. Katajalla on 247 havaintoa moreenilta ja alle 20 muualta. Raidalla on 67 havaintoa moreenilta ja 4 turpeelta. Pihlajalla on 58 havaintoa moreenilta ja 1 turpeelta. Haavalla on 22 havaintoa moreenilta ja 1 havainto jokisedimenteiltä. Männyllä on 3 havaintoa moreenilta, 2 kalliolta ja 1 jokisedimenteiltä.



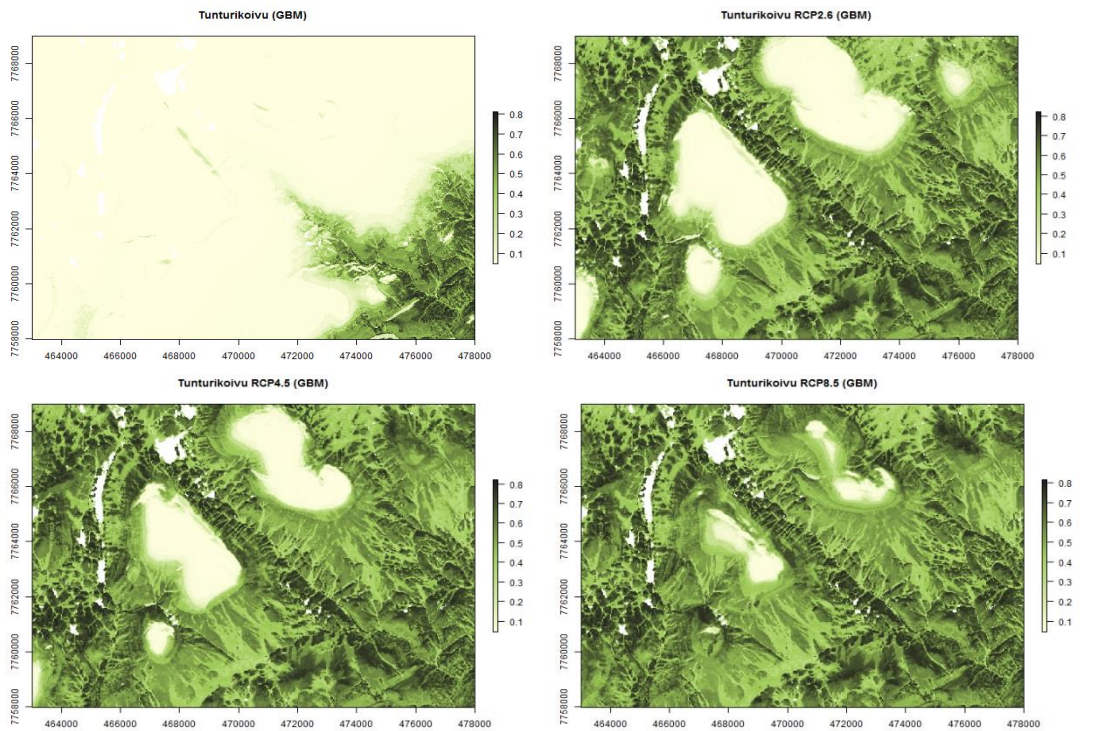
Liite 7. Tunturikoivun korkeuksien jakautuminen tutkimusaineistossa. Tunturikoivun korkeuden vaihteluväli aineistossa oli 4–1135 cm ja mediaani 260cm



Liite 8. Tunturikoivun todennäköisyssennusteet GAM-mallilla nykyisyyteen sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla.

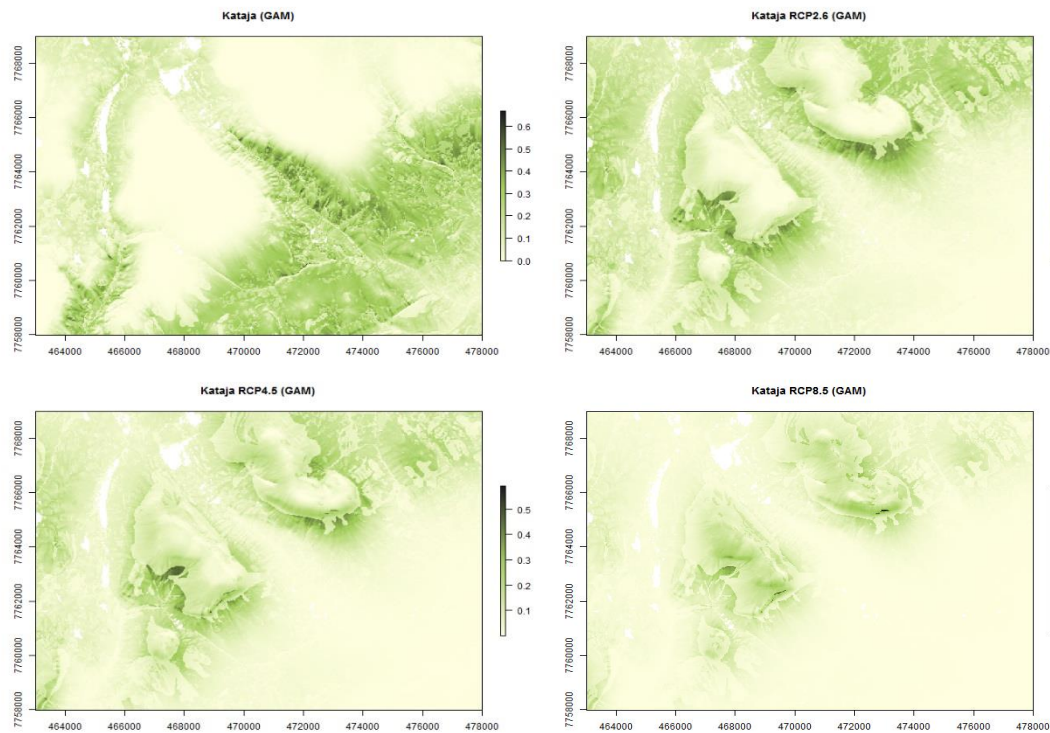


Liite 9. Tunturikoivun todennäköisyssennusteet GBM-mallilla nykyisyyteen sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla.

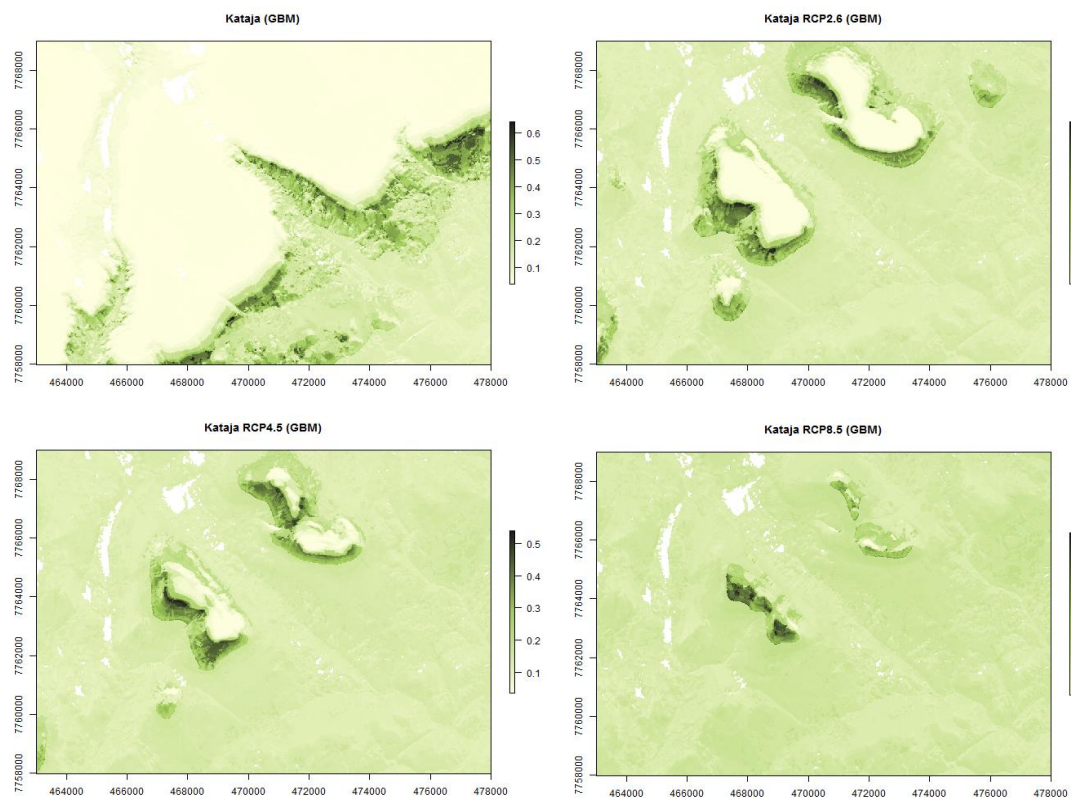




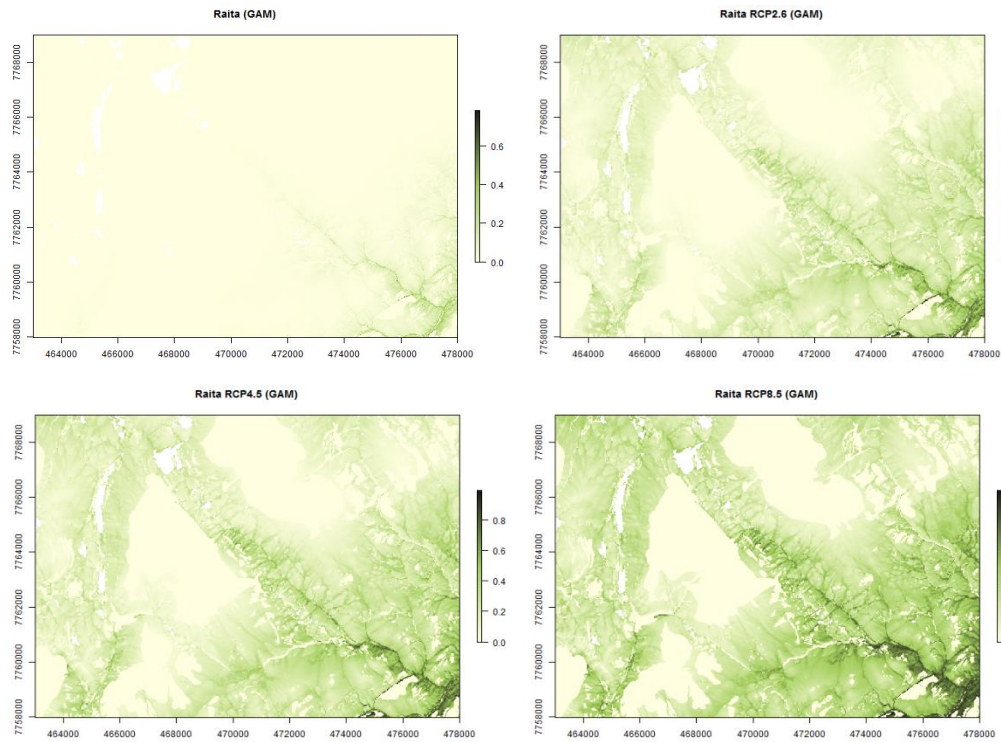
Liite 10. Katajan todennäköisyysennusteet GAM-mallilla nykyisyyteen sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla.



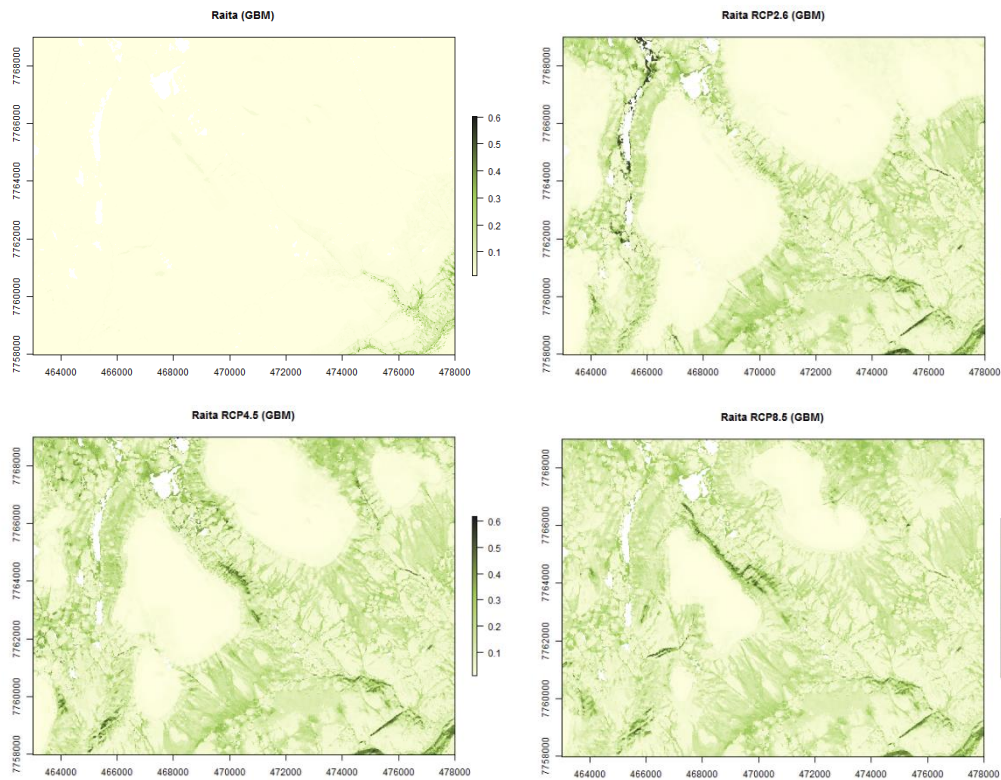
Liite 11. Katajan todennäköisyysennusteet GBM-mallilla nykyisyyteen sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla.



Liite 12. Raidan todennäköisyssennusteet GAM-mallilla nykyisyyteen sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla.

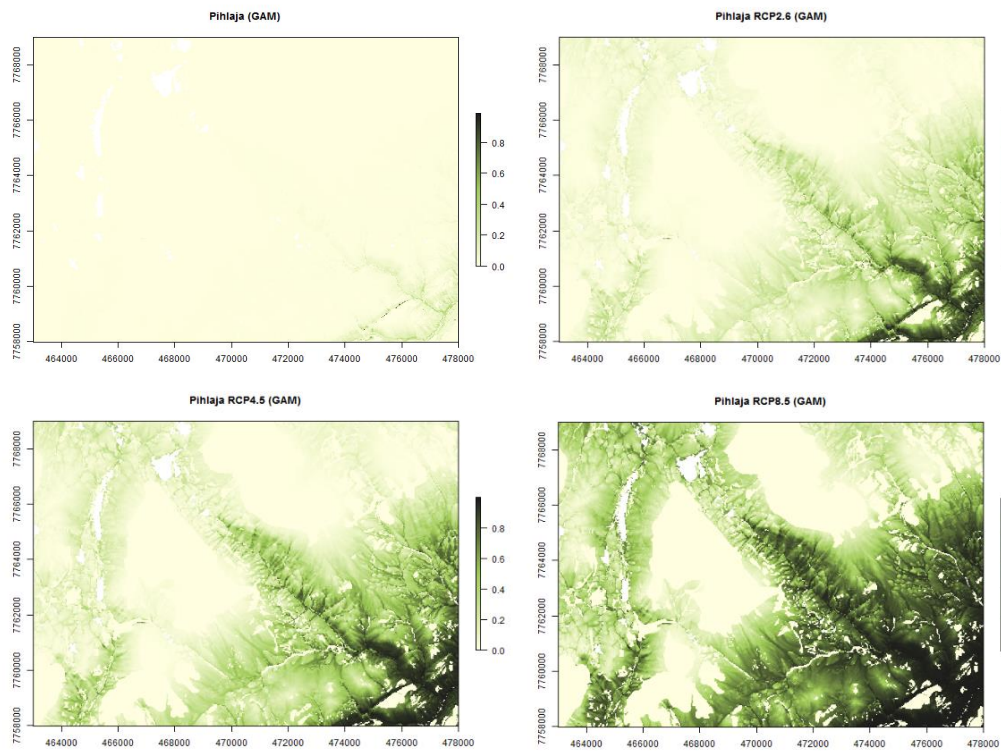


Liite 13. Raidan todennäköisyssennusteet GBM-mallilla nykyisyyteen sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla.

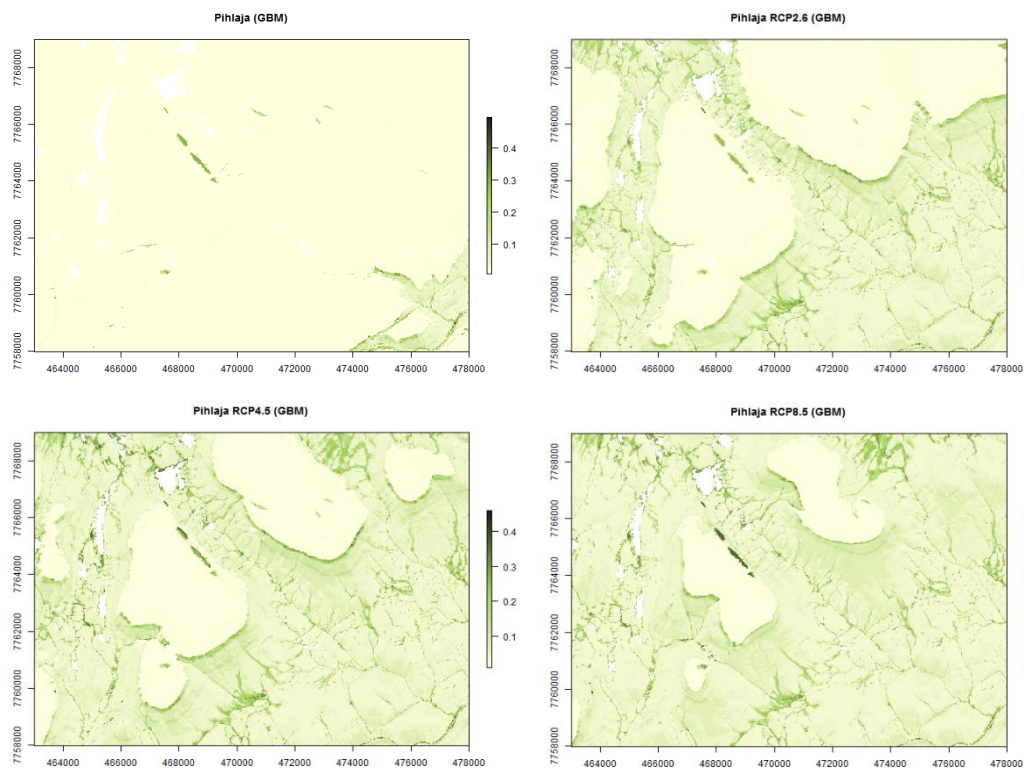




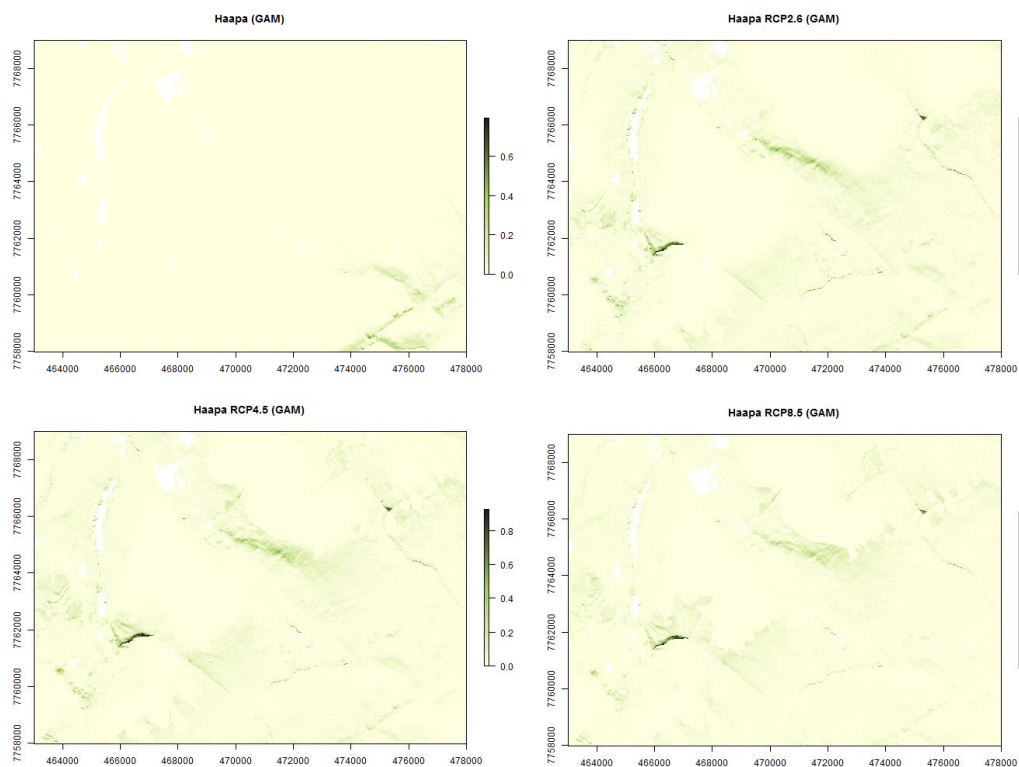
Liite 14. Pihlajan todennäköisyssennusteet GAM-mallilla nykyisyyteen sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla.



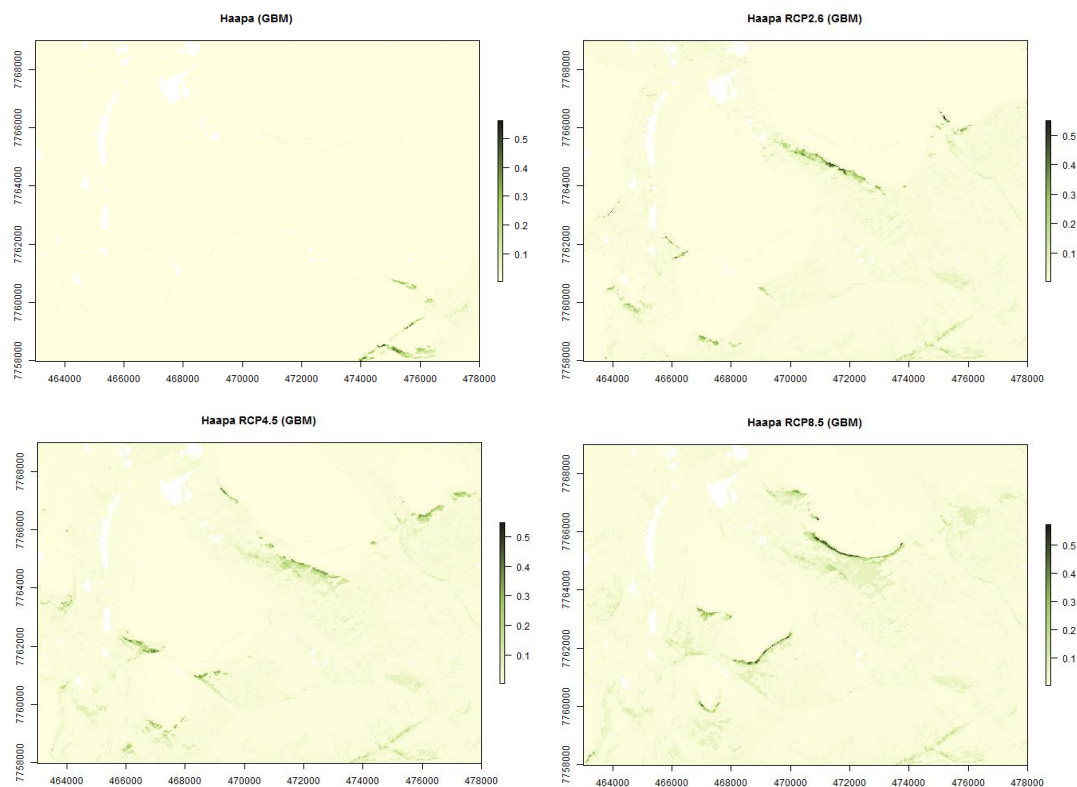
Liite 15. Pihlajan todennäköisyssennusteet GBM-mallilla nykyisyyteen sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla.



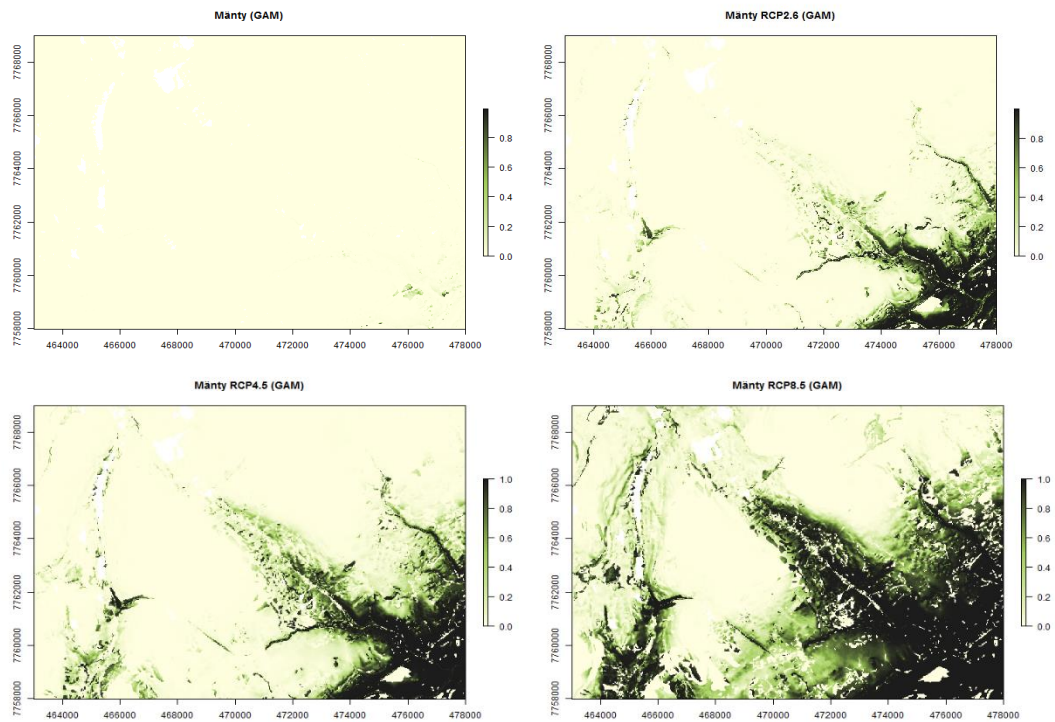
*Liite 16. Haavan todennäköisyssennusteet GAM-mallilla nykyisyyteen sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla.*



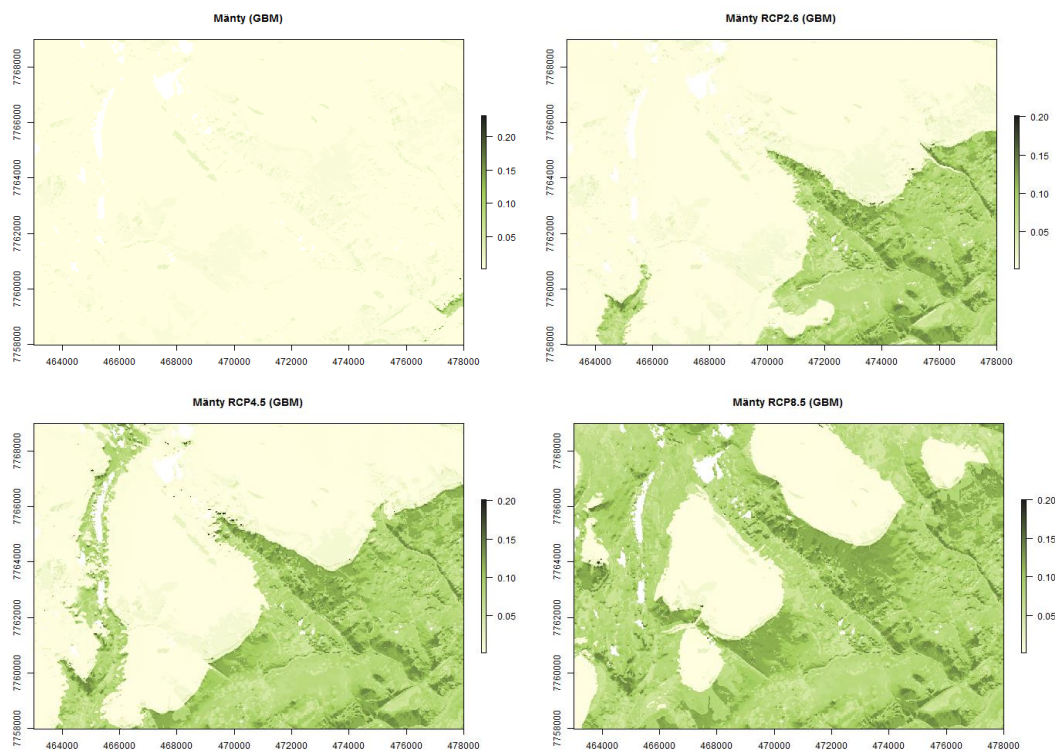
*Liite 17. Haavan todennäköisyssennusteet GBM-mallilla nykyisyyteen sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla.*



Liite 18. Männyn todennäköisyyssennusteet GBM-mallilla nykyisyyteen sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla.



Liite 19. Männyn todennäköisyyssennusteet GBM-mallilla nykyisyyteen sekä ilmastojaksolle 2040–2069 kolmella eri ilmastoskenaariolla.



Liite 20. Puulajien binaaristen levinneisyysennusteiden minimi- ja maksimikorkeudet mallinnusmenetelmittäin ja ilmastoskenaarioittain.

	Nykyisyys min	Nykyisyys max	RCP2.6 min	RCP2.6 max	RCP4.5 min	RCP4.5 max	RCP8.5 min	RCP8.5 max
Koivu GAM	120.5	538.1	120.5	901.5	120.5	988.4	120.5	1065.6
Koivu GBM	120.5	437.5	120.5	818.3	120.5	871.6	120.5	1003.9
Kataja GAM	167.0	644.0	464.5	912.1	531.3	967.6	645.2	1036.6
Kataja GBM	122.8	586.5	122.3	925.0	122.3	1011.7	122.3	1065.6
Raita GAM	120.5	413.4	120.5	739.5	120.5	781.1	120.5	843.8
Raita GBM	120.5	349.3	120.5	744.8	120.5	819.9	120.5	868.3
Pihlaja GAM	120.5	647.7	120.5	766.9	120.5	813.6	120.5	838.9
Pihlaja GBM	120.5	914.4	120.5	914.4	120.5	914.4	120.5	914.4
Haapa GAM	121.1	398.4	121.7	742.3	121.7	792.4	122.4	819.3
Haapa GBM	121.7	1042.0	121.7	1042.0	121.7	1042.0	121.7	1042.0
Mänty GAM	120.5	584.40	120.5	748.0	120.5	810.4	120.5	895.8
Mänty GBM	120.6	1033.3	120.5	1033.3	120.5	1033.3	120.5	1033.3

Liite 21. Korkeusmallien korrelaatiot viidelläkymmenellä ristiinvalidointikierröksellä. GAM-mallin vaihteluväli on 0,11-0,5 ja GBM-mallin 0,37-0,64.

